



SHOUT
SHARE **IT**

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 183	117 S., 18 Taf., 20 Abb., 18 Tab.	Stuttgart, 31. 3. 1992
----------------------------	--------	---------	-----------------------------------	------------------------

Die miozänen Süßwasserostrakoden des Steinheimer Beckens (Schwäbische Alb, Süddeutschland)

The Miocene Freshwater Ostracods of the Steinheim Basin
(Swabian Alb, Southern Germany)

Von Horst Janz, Stuttgart

Mit 18 Tafeln, 20 Abbildungen und 18 Tabellen

Abstract

In the present paper the ostracod fauna of the middle Miocene sediments of the Steinheim basin is studied bed by bed for the first time. The 130 partial samples come from 5 sections which can be combined to an aggregate section of ca. 23 m thickness. The stratigraphical range reaches from the upper *kleini-* to the lower *supremus*-layers.

In comparison with the two former studies, the first by SIEBER (1905) in which 8 species were found, and the second by LUTZ (1965) in which 2 further species were discovered, the number of species has now been raised to a total of 16 species. For the species described by SIEBER (1905), the type-material of which seems to be lost most probably, neotypes are designated.

The time-range of the ostracod species found in the Steinheim sediments and the dominance structure of the ostracod community are documented.

Using the biology and the autecology of the Steinheim ostracods which are based on a comparison with recent species, a closer characterization of the ecological conditions of the Steinheim lake becomes possible. For the *sulcatus*-time which had, up to now, been insufficiently characterized ecologically, meromictic circulation conditions and increasing eutrophication of the lake can be postulated by reason of limnological considerations.

Shell-morphological changes in the sequence can be noted in some species. In *Ilyocypris binocularis* SIEBER and *Leucocythere esphigmena* (SIEBER) which show the most remarkable changes this character is examined in more detail.

For the three species of *Leucocythere* in the Steinheim lake, close relationships are postulated. The species *L. immigrata* n. sp. which immigrated to the Steinheim lake splitted during the earlier to middle *sulcatus*-time into the daughter species *L. esphigmena* and *L. sieberi*.

Zusammenfassung

Vorliegend wird die Ostrakodenfauna der mittelmiozänen Sedimente des Beckens von Steinheim am Albuch erstmals feinstratigraphisch untersucht. Die 130 Proben stammen aus 5

Profilen, die sich zu einem ca. 23 m mächtigen Gesamtprofil kombinieren lassen. Der stratigraphische Umfang reicht von den oberen *kleini*- bis in die unteren *supremus*-Schichten.

Gegenüber den beiden früheren Untersuchungen, der ersten Untersuchung von SIEBER (1905), bei der 8 Arten gefunden wurden, und der zweiten von LUTZ (1965), bei der zwei weitere Arten entdeckt wurden, erhöhte sich das Arteninventar auf nun insgesamt 16 Arten. Für die von SIEBER (1905) beschriebenen Arten, deren Typen nicht aufgefunden werden konnten, werden Neotypen ausgewiesen.

Die Reichweiten der einzelnen Ostrakodenarten in den Steinheimer Sedimenten und die Dominanzstruktur der Ostrakodengemeinschaft im Profilverlauf werden dokumentiert.

Anhand der Biologie und Autökologie der Steinheimer Ostrakoden, die auf einem Vergleich mit rezenten Arten beruhen, wird eine nähere Charakterisierung der ökologischen Verhältnisse des Steinheimer Sees möglich. Für die bislang ökologisch unzureichend charakterisierte *sulcatus*-Zeit werden aufgrund limnologischer Überlegungen meromiktische Zirkulationsverhältnisse und eine zunehmende Eutrophierung des Sees postuliert.

Schalenmorphologische Veränderungen im Profilverlauf werden bei einigen Arten festgestellt. Die Arten *Ilyocypris binocularis* SIEBER und *Leucocythere esphigmena* (SIEBER), die die auffälligsten Veränderungen aufweisen, werden diesbezüglich näher betrachtet.

Für die drei *Leucocythere*-Arten des Steinheimer Sees werden unmittelbare Verwandtschaftsverhältnisse postuliert. Die in den Steinheimer See eingewanderte Art *L. immigrata* n. sp. spaltete sich in der frühen bis mittleren *sulcatus*-Zeit in die beiden Tochterarten *L. esphigmena* und *L. sieberi* auf.

Inhalt

1. Einleitung	3
2. Das Steinheimer Becken und der ehemalige See	5
3. Probenmaterial	7
4. Untersuchungsmethoden	10
4.1. Aufbereitung der Proben	10
4.2. Determination und Charakterisierung der Ostrakodenarten	11
4.3. Abkürzungen	11
5. Systematischer Teil	12
<i>Pseudocandona steinheimensis</i> (SIEBER 1905)	12
<i>Candona</i> cf. <i>ratibonensis</i> LUTZ 1965	16
<i>Candonopsis arida</i> SIEBER 1905	18
<i>Cyclocypris nitida</i> SIEBER 1905	20
<i>Physocypris suborbicularis</i> (SIEBER 1905)	21
<i>Ilyocypris binocularis</i> SIEBER 1905	22
<i>Ilyocypris</i> sp.	30
<i>Cyprinotus inaequalis</i> (SIEBER 1905)	32
<i>Heterocypris steinheimensis</i> (LUTZ 1965)	34
<i>Heterocypris</i> sp. 1	37
<i>Heterocypris</i> (?) sp. 2	38
<i>Moenocypris</i> (?) sp.	38
<i>Potamocypris gracilis</i> (SIEBER 1905)	39
<i>Leucocythere immigrata</i> n. sp.	41
<i>Leucocythere esphigmena</i> (SIEBER 1905)	45
<i>Leucocythere sieberi</i> (LUTZ 1965)	49
6. Die Ostrakodengemeinschaft im Gesamtprofil	58
7. Ökologische Aspekte	63
7.1. Biologie und Autökologie der Steinheimer Ostrakodenarten	63
7.2. Ökologische Interpretation des Ostrakodenbefundes	65
7.3. Limnologische Betrachtung	66
8. Schalenmorphologische Veränderungen	67
9. Diskussion	68
9.1. Einordnung früherer Untersuchungen	68
9.2. Beziehungen zu anderen Fundstellen	69
9.3. Zur biostratigraphischen Gliederung der Steinheimer Sedimente	70

9.4. Zur Interpretation der ökologischen Verhältnisse	71
9.5. Höckerskulptur von <i>Ilyocypris binocularis</i> SIEBER	72
9.6. Die <i>Leucocythere</i> -Arten des Steinheimer Sees	74
9.7. Schlußbetrachtung	76
10. Literatur	77

1. Einleitung

Das Steinheimer Becken, von ADAM (1980) als eine Fossilienfundstätte von Weltgeltung gewürdigt, verdankt seine wissenschaftliche Beachtung primär der Untersuchung seiner Gastropodenfauna durch HILGENDORF (1867). Die darin dokumentierte Gestaltveränderung der als *Planorbis multiformis* bezeichneten Art und die daraus abgeleitete Interpretation einer genealogischen Abfolge der *P. multiformis*-Varianten stellten nur wenige Jahre nach dem Erscheinen von DARWINS Werk „On the Origin of Species . . .“ (1859) den ersten anhand von Fossilien rekonstruierten Stammbaum dar.

Trotz heftiger wissenschaftlicher Kontroversen um die Gültigkeit dieser Hypothese hat diese Erklärung bis heute Bestand und bildet auch für die jüngsten Untersuchungen von MENSINK (1984) und GORTHNER (1990) die Grundlage.

Im Rahmen der kontroversen Diskussion verwies SANDBERGER (1874: 232) erstmals auch beiläufig auf die in den Steinheimer Sedimenten vorhandenen Ostrakodenschalen. Aber trotz ihres massenhaften Vorkommens fanden diese keine weitere Beachtung.

Die erste und grundlegende Untersuchung der Ostrakoden des Steinheimer Beckens verdanken wir schließlich SIEBER (1905). Er war anscheinend unbeeinflusst von der um den „Schneckenstammbaum“ geführten Diskussion, denn seine Untersuchung ist eine rein beschreibende Darstellung der fossilen Süßwasserostrakoden aus Württemberg, in die auch weitere tertiäre und eine quartäre Fundstellen einbezogen sind. SIEBER fand in den Steinheimer Sedimenten 8 Arten, wovon keine mit einer bereits bekannten Art identisch war*). Er würdigte das Steinheimer Becken als interessantesten und ergiebigsten Fundplatz tertiärer Süßwasserostrakoden.

Aber trotz dieser Einschätzung, seiner gemessen am Standard der Zeit sehr sorgfältigen und präzisen Darstellung sowie der von ihm geäußerten Überzeugung, „... daß in Steinheim noch mehr Ostrakoden zum Vorschein kommen werden, wenn einmal die Aufmerksamkeit der Sammler darauf gerichtet ist“ (SIEBER 1905: 324-325), wurde erst 60 Jahre später von LUTZ (1965) erneut die Ostrakodenfauna des Steinheimer Beckens berücksichtigt, allerdings eher in der Absicht eines ergänzenden Vergleichs zu den anderen von ihr untersuchten Fundstellen. Neben Veränderungen, die sich hinsichtlich der Gattungszuordnung ergaben, beschrieb sie zwei

*) Da die Suche nach dem Typenmaterial der von SIEBER (1905) beschriebenen Arten, um dessen Auffinden sich Herr Dr. M. Urlichs mehrfach bemühte, erfolglos blieb, werden für diese Arten Neotypen ausgewiesen. Neben der Überprüfung der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart und Nachfragen beim Geologischen Institut der Universität Tübingen wurden auch bei der Diözesanverwaltung Rottenburg a. N. und beim Katholischen Pfarramt der Gemeinde Munderkingen Nachforschungen angestellt. Eine kurze Notiz zu SIEBERS Lebensdaten findet sich in MAYER (1976).

weitere Arten, *Limnocythere sieberi* und *Cyprinotus incongruens* (RAMDOHR) ssp. *steinheimensis*. Demgegenüber konnte sie die von SIEBER (1905) beschriebene Art *Cypris inaequalis* sowie die hohen Formen der Art *Candonopsis arida* nicht wieder finden. Die beiden Untersuchungen weisen somit Unterschiede im Arteninventar, aber auch in der Beschreibung der Art *Limnocythere esphigmene* auf. Auch LUTZ (1965) unterstreicht die Besonderheit der Steinheimer Ostrakodenfauna.

Da die beiden früheren Untersuchungen nur Proben eines begrenzten und nicht genauer eingeordneten Schichtbereichs berücksichtigten, war die Absicht der vorliegenden Untersuchung, zunächst vergleichbar den Gastropoden nun auch die Ostrakoden anhand horizontierter Proben eingehender zu dokumentieren. Möglich wurde dies durch die Bereitstellung von Probenmaterial vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart und vom Geologischen Landesamt Baden-Württemberg sowie der Möglichkeit, zusätzliche Proben zu entnehmen.

Neben der Ergänzung des Arteninventars wird eine nähere morphologische und biometrische Charakterisierung der Arten vorgenommen, und gegebenenfalls werden systematische Fragen diskutiert. Die für einen Großteil der Arten erstellten Höhen/Längen-Diagramme erlauben zudem die Abgrenzung ihrer Ontogeniestadien.

Aus der Betrachtung der Ostrakodenfauna mittels horizontierter Proben ergeben sich die stratigraphischen Reichweiten der Arten in den Steinheimer Sedimenten. Es besteht damit die Möglichkeit eines Vergleichs der zeitlichen Struktur der Ostrakodengemeinschaft mit der der Gastropodengemeinschaft, anhand derer die Steinheimer Sedimente biostratigraphisch gegliedert sind. Dieser kann auch Aufschlüsse über die wechselnden ökologischen Verhältnisse des Steinheimer Sees liefern, die von diesen beiden Tiergruppen wegen ihrer hololimnischen Lebensweise reflektiert werden. Der halbquantitative Charakter der Untersuchung erlaubt zudem eine Betrachtung der Dominanzstruktur der Ostrakodengemeinschaft. Im Zusammenhang mit verfügbaren Daten zur Ökologie rezenter Vergleichsarten lassen sich daraus einige ökologische Aspekte ableiten, und unter zusätzlicher Berücksichtigung limnologischer Gesichtspunkte zur Morphometrie und Hydrologie des Steinheimer Sees sollen die Vorstellungen über die ökologischen Verhältnisse vor allem für die *sulcatus*-Zeit präzisiert werden.

Erweitert wurde der ursprüngliche Untersuchungsansatz schließlich durch die bei einigen der untersuchten Ostrakodenarten festgestellten, markant ausgeprägten morphologischen Veränderungen ihrer Schalen im Profilverlauf, die generelle Fragen der Variabilität und Anpassungsmechanismen von Ostrakodenarten aufwerfen. Ausführlich wird hier die Veränderbarkeit von *Ilyocypris binocularis* hinsichtlich der Höckerskulptur dokumentiert und deren möglicher Zusammenhang mit dem von BAJOR (1965) untersuchten Sedimentchemismus sowie mögliche Wirkungsmechanismen diskutiert. Der sich als besonders komplex darstellende *Leucocythere*-Befund wird ebenfalls eingehender behandelt.

Eine noch weitergehende Berücksichtigung der Vielzahl der sich aus dem Befund ergebenden Fragen soll hier aber nicht erfolgen. Hierfür sind speziellere Untersuchungen, auf die im einzelnen hingewiesen wird, erforderlich. Die vorliegende Untersuchung soll vielmehr als Ausgangspunkt verstanden werden und sichtbar machen, daß die so lange vernachlässigten Ostrakoden des Steinheimer Beckens zur Erforschung dieser bedeutenden Fundstätte einen wesentlichen Beitrag leisten können.

Dank

Die Durchführung vorliegender Untersuchung wäre ohne die Unterstützung der nachstehend Genannten nicht möglich gewesen. Allen möchte ich an dieser Stelle für ihre freundliche Hilfe sehr herzlich danken:

Herrn Dr. M. Urlichs für die Anregung zu dieser Untersuchung und für vielfältige Unterstützung, Herrn Dr. E. P. J. Heizmann für die Einführung in die örtlichen Gegebenheiten des Steinheimer Beckens, für Vermittlung und Hilfe bei der Probenentnahme und für zahlreiche Hinweise, Herrn Prof. Dr. W. Reiff für die Bereitstellung von Probenmaterial, Herrn Bürgermeister D. Eisele (Steinheim a. A.) für die Genehmigung und Vermittlung weiterer Probenentnahmen, den Herrn P. Riederle und M. Boller für ihre Hilfe im Gelände, Frau S. Fiechtner für die Anfertigung der REM-Aufnahmen und Fotoabzüge, Herrn T. Rathgeber für Tips am Computer, Herrn Dr. H. Malz (Frankfurt) für die freundliche Betreuung bei meinem Besuch, die Bereitstellung von Vergleichsmaterial und wertvolle Hinweise, Herrn Dr. A. Liebau (Tübingen), Herrn Dr. G. Carbonnel (Lyon) und Herrn Dr. P. Schäfer (Mainz) für die Bereitstellung von Vergleichsmaterial, Herrn Univ. Doz. Dr. D. L. Danielopol (Mondsee) für seine engagierte Diskussion und wertvollen Literaturhinweise, Herrn Dr. K. Martens (Brüssel) für stete Hilfsbereitschaft und ausführliche Stellungnahmen, Herrn Dr. C. Meisch (Luxemburg) für die Begutachtung der *P. gracilis*-Klappen und Herrn Dr. G. Bloos für die kritische Durchsicht und redaktionelle Optimierung des Manuskripts.

2. Das Steinheimer Becken und der ehemalige See

Das nahezu kreisrunde Steinheimer Becken liegt auf der Hochfläche des östlichen Teils der Schwäbischen Alb ca. 5 km westlich von Heidenheim a. d. Brenz. Es wurde durch einen Meteoriteneinschlag mit großer Wahrscheinlichkeit zeitgleich mit dem ca. 40 km entfernten Nördlinger Ries gebildet (REIFF 1988), dessen Alter aufgrund des dort vorgefundenen Aufschmelzgesteins (Suevit) auf $14,7 \pm 0,7$ Mio. Jahre datiert wird. Über seine Entstehung und Geologie geben die Arbeiten von GRO-SCHOPF & REIFF (1966, 1969, 1971) und REIFF (1976, 1977) Auskunft. Die nachstehend aufgeführten Daten zur Morphometrie des Einschlagkraters sind aus REIFF (1976: 36) entnommen.

Heutige Höhe der ehemaligen Landoberfläche über NN	650 m
Mittlerer Durchmesser des eigentlichen Kraters	3500 m
Tiefe des eigentlichen Kraters	220 m
Tiefe des sichtbaren Kraters (des Beckens)	120 m
Mächtigkeit der Kraterfüllung	80–90 m
Mächtigkeit der Rückfallbrekzie	40–50 m
Mächtigkeit der tertiären Seesedimente (einschließlich alluvialer Talablagerungen)	30–40 m
Durchmesser des Zentralhügels	800–900 m
Eigentliche Höhe des Zentralhügels	150 m
Sichtbare Höhe des Zentralhügels	50 m
Verhältnis Kratertiefe/Kraterdurchmesser	1:16

Die tertiären Seesedimente werden von MENSINK (1984: 12 ff.) ausführlich beschrieben. Es wurden danach ausschließlich Karbonatsedimente abgelagert, die MENSINK (1984: Abb. 9) in 13 Sedimenttypen unterteilt. Für die Untersuchung der Ostrakoden sind vor allem die häufig vorhandenen Kalkarenite (Kalksande) und Kalksiltite/-lutite (Klebsande) von Bedeutung. Die Geochemie der tertiären Süßwasserablagerungen wurden von BAJOR (1965) untersucht.

Neben der genannten indirekten Alterseinstufung aufgrund der Zeitgleichheit mit dem Nördlinger Ries sind die Steinheimer Sedimente aufgrund der von HEIZMANN (1973) darin gefundenen Säugetierreste, die eine Einordnung in die Säugetierzone

MN 7 ergaben, und der von FAHLBUSCH (1981) überarbeiteten Neogen-Gliederung ins Mittelmiozän einzustufen.

Eine zeitliche Untergliederung der Sedimente mit lithologischen Hilfsmitteln ist wegen fehlender Leithorizonte nicht möglich (MENSINK 1984: 12). Die Sedimente sind aber anhand der von HILGENDORF (1867) aufgestellten Hauptreihe der *Gyraulus*-Arten in aufeinanderfolgende Schichteinheiten unterteilbar. Während HILGENDORF im Text eine Unterteilung in 10 Zonen vornimmt, wobei auch Planorbiden der Nebenreihen einbezogen wurden, aber keine Zone der als Stammform geltenden *Planorbis multiformis* var. *aequeumbilicatus* ausgewiesen wird, ergeben sich aus der auf seiner Tafel abgebildeten Hauptreihe 9 Schichteinheiten. MENSINK grenzt dagegen 7 Schichteinheiten ab (Tab. 1).

Aus den Daten zur Morphometrie des Beckens läßt sich ablesen, daß das ehemalige Seebecken eine maximale Tiefe von 180 m besaß. Das Entstehen eines Sees im Einschlagkrater wird vor allem auf das Eindringen von Karstgrundwasser, aber auch das Speichern von Niederschlagswasser zurückgeführt, wobei durch letzteres auch der beim Einschlag entstandene Kalkstaub in Form von Kalkschlamm in den See eingetragen wurde (REIFF 1988). Ein Zufluß konnte nicht nachgewiesen werden.

Über die Existenzdauer des Sees sind keine genauen Angaben vorhanden. GORTHNER & MEIER-BROOK (1985) gehen aufgrund der gehäusemorphologischen Veränderungen der Gastropoden der Gattung *Gyraulus* von einer langen Existenz des Sees aus und klassifizieren ihn als Langzeitsee. GORTHNER (1988: 918) nennt eine

Tab. 1. Vergleich der biostratigraphischen Unterteilung der Sedimente des Steinheimer Beckens anhand der Gastropodenarten der Gattung *Gyraulus* der ersten (HILGENDORF 1867) und jüngsten (MENSINK 1984) Untersuchung. *P. m.* = *Planorbis multiformis*.

HILGENDORF (1867) (aus Text)	HILGENDORF (1867) (aus Tafel)	MENSINK (1984)
<i>P. m. supremus</i> -Zone	<i>supremus</i> -Schichten	<i>supremus</i> -Schichten
<i>P. m. revertens</i> -Zone	<i>revertens</i> -Schichten	<i>revertens</i> -Schichten
<i>P. m. oxystomus</i> -Zone	<i>oxystoma</i> -Schichten	<i>oxystoma</i> -Schichten
Obere <i>P. m. trochiformis</i> -Zone, mit <i>P. m. elegans</i>	<i>trochiformis</i> -Schichten	<i>trochiformis</i> -Schichten
Untere <i>P. m. trochiformis</i> -Zone, ohne <i>P. m. elegans</i>		
Obere <i>P. m. discoidens</i> -Zone, mit <i>P. m. costatus</i>	<i>planorbiformis</i> -Schichten	<i>sulcatus</i> -Schichten
Untere <i>P. m. discoidens</i> -Zone, ohne <i>P. m. costatus</i>		
<i>P. m. sulcatus</i> -Zone	<i>sulcatus</i> -Schichten	
<i>P. m. tenuis</i> -Zone	<i>tenuis</i> -Schichten	<i>steinheimensis</i> -Schichten
<i>P. m. steinheimensis</i> -Zone	<i>steinheimensis</i> -Schichten	
	<i>kleini</i> -Schichten	<i>kleini</i> -Schichten

Existenzdauer von mindestens einigen 100 000 Jahren. Auch aus dem Altersunterschied der Säugetierfauna von Nördlinger Ries und Steinheimer Becken, der einige 100 000 bis 1 Mio. Jahre beträgt (REIFF 1988), läßt sich eine lange Existenz erschließen.

Die Seegeschichte wird von MENSINK (1984) in vier Stadien unterteilt: Frühphase, Transgressionsphase, Regressionsphase und Stagnationsphase.

Die Frühphase ist gekennzeichnet durch eine individuenarme Flora und Fauna, die allmählich den See besiedelt.

In der zweiten Phase, der Transgressionsphase, die von der späten *kleini*- bis in die *sulcatus*-Zeit reicht, findet ein kontinuierlicher Anstieg des Wasserspiegels statt. Die bisher individuenarme Flora und Fauna entfaltet sich. Algenwuchs führt zur Bildung von Biohermen. Eutrophierungserscheinungen treten auf, und zeitweise stellt sich ein sauerstoffarmes Hypolimnion ein. Am Ende dieser Phase, in der späten *sulcatus*-Zeit, wird der Wasserhöchststand im See erreicht.

In der darauf folgenden Regressionsphase sinkt der Seewasserspiegel wieder deutlich ab. Diese Phase kennzeichnet die gesamte *trochiformis*-Zeit. Beim Übergang in die *oxystoma*-Zeit und noch in der frühen *oxystoma*-Zeit hatte der See seinen niedrigsten Wasserstand.

Nach erneutem Ansteigen des Seewasserspiegels im Verlauf der späteren *oxystoma*-Zeit tritt eine stabilere Phase, die Stagnationsphase mit geringen Pegelschwankungen, ein, die die *revertens*-Zeit hindurch bis in die *supremus*-Zeit anhält.

REIFF (1988) gibt als Ursache für die angeführten Seespiegelschwankungen tektonische Veränderungen an. Mit der ersten Absenkung des Beckens stieg der Pegel des aus Karstgrundwasser gespeisten Sees (Transgressionsphase) und fiel mit der darauf folgenden Anhebung des Beckens (Regressionsphase) wieder. Eine zweite Absenkung führte zu erneutem Pegelanstieg.

Über das Ende des Sees gibt es keine Angaben, denn „die Seeablagerungen füllten den ganzen Krater aus. Der See war verlandet. Erst am Ende des Tertiärs und im Quartär hat der Wentalfluß die weichen Seeablagerungen wieder weitgehend ausgeräumt, so daß wir heute den Krater fast wieder in seiner ursprünglichen Form vor uns haben“ (REIFF 1990: 114).

Für die Umgebung des Sees wurden verschiedene Landschaften postuliert. Vergleicht man die in GREGOR (1983) zusammengefaßten Rekonstruktionen, so fällt auf, daß die den See umgebende Vegetation mit jeder weiteren Bearbeitung üppiger ausfällt. Nach GREGOR (1983) umgab den See eine dichte Auenwald-Vegetation. Es herrschte ein subtropisches Klima.

3. Probenmaterial

Das Probenmaterial umfaßt 5 Profile, aus denen insgesamt 130 Teilproben untersucht wurden. Die Lage der Profile ist in Abb. 1 in einer Übersichtskarte über das Steinheimer Becken eingezeichnet. Die einzelnen Profile mit den beprobten Abschnitten und die Korrelation sind in Abb. 2 dargestellt.

B-Profil – Teile der Kernbohrung B26 (Geol. Landesamt Baden-Württ.); Sporthalle Steinheim a. A., ca. 150 m westlich der Pharionschen Sandgrube (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3577920, H 5395010); 31 Teilproben aus dem Bereich 20,0–32,0 m.

Verbackene Klebsande und dunkelgraue, schiefrige Sedimente (Papierschiefer) überwiegen. Aus letzteren konnten meist nur Bruchstücke von Ostrakodenklappen gewonnen werden. Im Bereich 21,0–24,0 m sind Feinsande vorhanden.

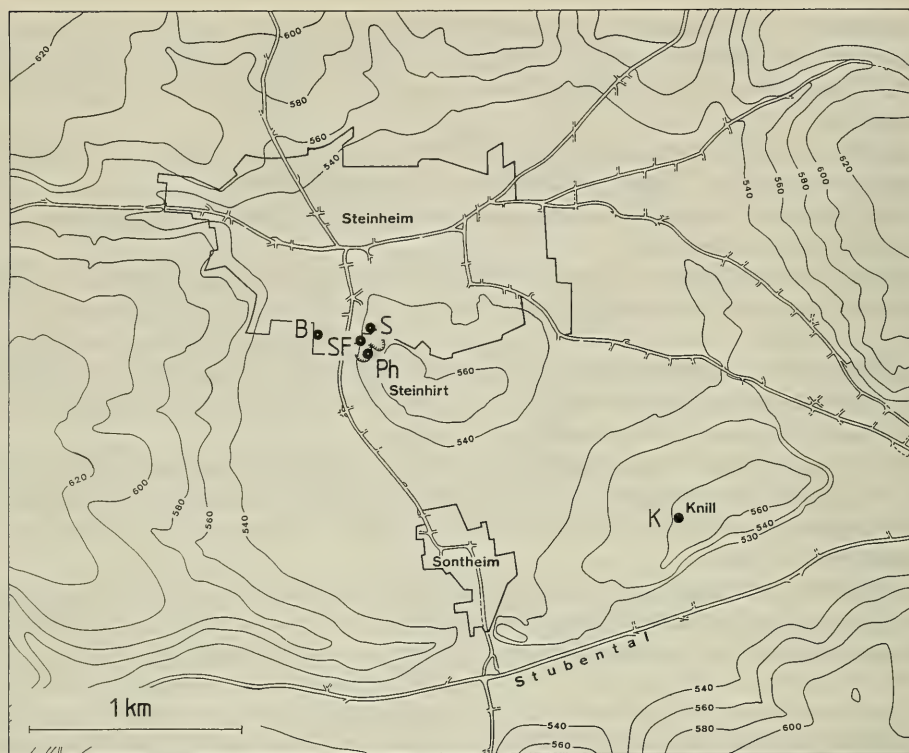


Abb. 1. Übersichtskarte des Steinheimer Beckens (verändert nach MENSINK 1984: Abb. 3) mit eingezeichneten Probenentnahmestellen.

SF-Profil – 2 Teilprofile aus der Baugrube zur Aussegnungshalle des Steinheimer Friedhofs bei der Pharionschen Sandgrube (leg. Urlichs/Böttcher 1985) (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3578100, H 5394990); 18 Teilproben.

Fein- und grobsandige Abschnitte überwiegen. Es sind Klebsandbereiche mit Fischresten und verhärtete Klebsande mit Blattresten vorhanden.

S-Profil – Friedhofserweiterung bei der Pharionschen Sandgrube (leg. Heizmann/Urlichs 1976) (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3578120, H 5395060); 37 Teilproben.

Fein- und Grobsande sowie Klebsande sind zu etwa gleichen Anteilen wechselnd vorhanden und von eingestreuten Kalkbänken unterbrochen. Die untersten Lagen weisen Fisch- und Blattreste auf (Korrelation mit SF!).

Ph-Profil – Pharionsche Sandgrube, Ostwand des westlichen Grubenteils (leg. Janz 1989) (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3578140, H 5394930); 20 Teilproben.

Mit Ausnahme des oberen Profiltails, der fein- und grobsandige Lagen aufweist, besteht das Profil aus homogenen Klebsandlagen.

K-Profil – Schurf am Knill (leg. Janz/Heizmann 1989) (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3579640, H 5394140), 24 Teilproben.

Es sind überwiegend Klebsande, die von fein- und grobsandigen Lagen sowie einer Kalkbank unterbrochen werden, vorhanden.

Die Korrelation der Profile (Abb. 2 und Abb. 20) ist hauptsächlich mit dem jeweils ersten Auftreten der *Gyraulus*-Arten der Hauptreihe des HILGENDORFSchen Stammbaums begründet. Bestimmt wurden die *Gyraulus*-Arten vor allem nach HILGENDORF (1867) unter Einbeziehung der Arbeiten von MILLER (1990), GOTTSCHICK (1920) und MENSINK (1984).

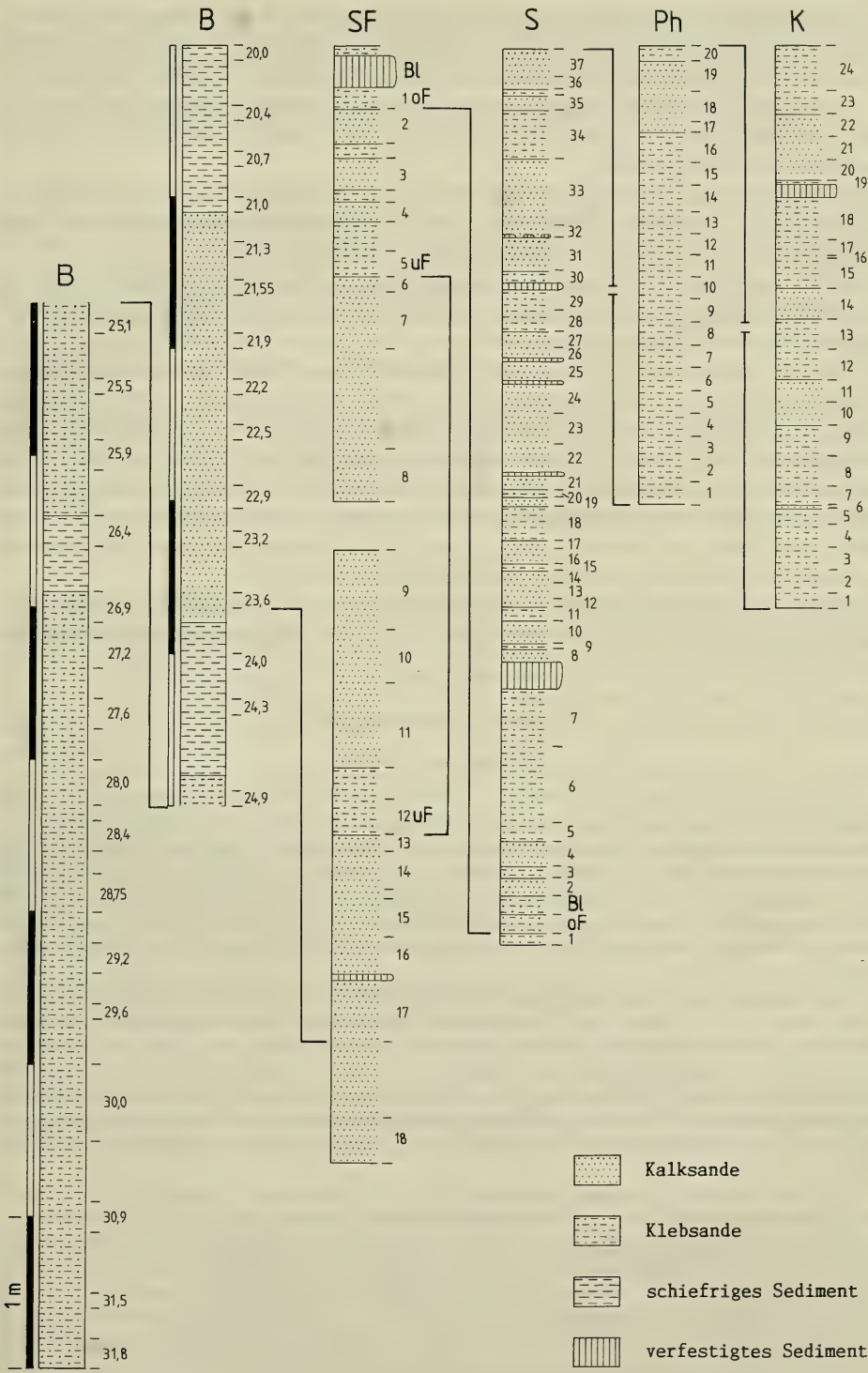


Abb. 2. Bearbeitete Profile mit den beprobten Abschnitten und ihre Korrelation; uF = untere Fischlage, oF = obere Fischlage, Bl = Blätterlage.

MENSINK weist die *tenuis*-Schichten nicht gesondert aus. *G. tenuis* ist aber von *G. steinheimensis* und *G. sulcatus* gut abgrenzbar und stützt die mit dem ersten Auftreten von *G. sulcatus* begründete Korrelation des B- (B23,6) und SF-Profiles (SF17).

Die beiden in derselben Baugrube genommenen SF-Profilabschnitte, die innerhalb der *sulcatus*-Schichten liegen, konnten mittels der „unteren Fischlage“ (uF) (SF12 und SF5) korreliert werden.

Zahlreiche Fischreste in der Probe SF1 („obere Fischlage“) (oF) und die unmittelbar darüber liegende „Blätterlage“ (Bl) erlaubten die Verknüpfung mit dem S-Profil, das diese Sequenz an seinem unteren Ende aufweist.

Die beiden Profile Ph und K wurden allein anhand der *Gyraulus*-Arten ins Gesamtprofil eingeordnet. Die genaue zeitliche Distanz des Ph-Profiles zum S-Profil und zum K-Profil bleibt unklar.

Ebenfalls unsicher ist die *oxystoma-revertens*-Grenze (Ab. 20), denn die ältesten Exemplare von *G. revertens* wurden erst in Probe K17 gefunden, wonach aber die *revertens*-Schichten nur eine Mächtigkeit von 0,5 m umfaßten. Da die Proben des K-Profiles z. T. sehr wenige Gastropoden enthielten und deshalb der genaue Beginn der *revertens*-Schichten nicht nachweisbar war, wurden sie nach den Angaben von MENSINK (1984: 24) auf eine Mächtigkeit von insgesamt 1,20 m nach unten erweitert. Dies dürfte eine gute Näherung sein, da das K-Profil in unmittelbarer Nachbarschaft zu MENSINKS Proben am Knill genommen worden war.

Insgesamt ergab die Korrelation der Profile ein Gesamtprofil von ca. 23 m Mächtigkeit, das sich von den oberen *kleini*- bis in die unteren *supremus*-Schichten erstreckt (Abb. 20).

4. Untersuchungsmethoden

4.1. Aufbereitung der Proben

Erlaubte es die Probenmenge, wurden in der Regel 500–1000 g Ausgangsmaterial aufbereitet. Mit Ausnahme der Teilproben des B-Profiles, die zunächst mit stark verdünntem Wasserstoffperoxid angesetzt werden mußten, konnten die übrigen Proben nach dem Trocknen unmittelbar mit Wasser geschlämmt werden. Dabei wurden die Proben zunächst mit Hilfe eines Siebsatzes in zwei Fraktionen, eine Grobfraction (> 2 mm) und eine Feinfraktion (0,2–2 mm) aufgetrennt und beide Fraktionen gründlich ausgewaschen. Da die meist dünn-schaligen Klappen limnischer Arten sehr leicht zerbrechen, muß sehr schonend vorgegangen werden.

Eine Konzentration der Ostrakodenklappen wurde dadurch erreicht, daß die geschlämmte Feinfraktion in einer Wanne mit Wasser durch Bewegen der Wanne aufgewirbelt wurde und die dabei aufschwimmenden Klappen beim Dekantieren durch ein Sieb (Maschenweite 200 µm) vom Sediment abgetrennt werden konnten. Dieser Extraktionsschritt, auf den bereits SIEBER (1905: 325) mit der Bemerkung „... die schönsten Sachen schwimmen oben und lassen sich leicht abschöpfen“ hinweist, wurde solange wiederholt, bis die schon makroskopisch vom Sediment als „weiße Fraktion“ unterscheidbare Ostrakodenfraktion weitgehend extrahiert war.

Vor dem Auslesen wurde das getrocknete Klappenkonzentrat in einem Siebsatz fraktioniert. Klappen adulter Tiere sind hauptsächlich in der Fraktion 315–630 µm enthalten.

Auf ein quantitatives Auslesen wurde angesichts der unterschiedlichen Sedimentzusammensetzung, der unterschiedlichen zur Verfügung stehenden Probenmengen, der im Verlauf des Aufbereitungsprozesses auftretenden Fehlermöglichkeiten und des unverhältnismäßig höheren Arbeitsaufwands verzichtet. Um dennoch die bei der Bearbeitung ins Auge springenden Unterschiede hinsichtlich der Ausbeute an Ostrakodenklappen und der Häufigkeit der Arten festzuhalten, wurde eine subjektive Bewertungsskala für die Ausbeute („spärlich“, „mäßig“, „reichlich“, „üppig“) und die Häufigkeit der Arten in einer Probe („selten“, „vereinzelt“, „zahlreich“, „häufig“, „massenhaft“) aufgestellt.

Obwohl die gewonnene Ostrakodenklappen-Fraktion zu schätzungsweise 80% aus zerbrochenen Klappen bestand, war noch bei „mäßiger“ Ausbeute eine ausreichende Anzahl ganzer Klappen vorhanden. Die Erhaltung kann allgemein als gut bis sehr gut bezeichnet werden.

4.2. Determination und Charakterisierung der Ostrakodenarten

Vorbemerkung

Die Voraussetzungen für eine verlässliche Artbestimmung limnischer Ostrakoden anhand ihrer Klappen sind bislang noch unzureichend. Bei genauer Betrachtung trifft dies eigentlich für die meisten Gattungen zu, ist aber bei den Gattungen *Candona* s. l., *Heterocypris* und *Ilyocypris* besonders auffällig. Während beispielsweise viele Arten der Gattung *Candona* hinsichtlich ihrer Schalen homöomorph erscheinen, kann der skulpturierte Carapax der *Ilyocypris*-Arten anscheinend eine starke intraspezifische Variabilität und/oder ökologische Plastizität aufweisen. Ohne Kenntnis der Variabilität schalenmorphologischer Merkmale einer Art ist daher eine für weitere Interpretationen brauchbare Artabgrenzung nicht zweifelsfrei möglich.

Eine Verbesserung dieser Situation kann meines Erachtens über Carapax-Studien an rezentem Material (vgl. z. B. TETART 1982, 1985) erfolgen, die als Basis für die Charakterisierung quartärer und tertiärer Klappen dienen sollten. Bei der Charakterisierung fossilen Materials sollte demgegenüber die Dokumentation möglichst umfangreiche Meßwertangaben umfassen, so daß für spätere Revisionen auch Daten zur Variabilität vorliegen.

Vorgehensweise

Die Klappen wurden mit der Innenseite nach unten auf einem Glasobjektträger im Durchlichtmikroskop mittels eines geeichten Okularmikrometers vermessen. Die Klappenlänge (l) ist die maximale, sich parallel zur Tangente des Ventralrandes erstreckende Ausdehnung der Klappe; die Klappenhöhe (h) die maximale, senkrecht zu l vorhandene Ausdehnung. Bei Arten mit Klappen, deren Höhe vor und hinter der Ventraleinbuchtung sehr unterschiedlich war, wurde z. T. zwischen einer maximalen vorderen (h_v) und maximalen hinteren Höhe (h_h) unterschieden.

Aus den gemessenen Parametern lassen sich die Kenngrößen h/l -Verhältnis und h_h/h_v -Verhältnis errechnen.

Zeichnungen und zum Vergleich von Klappenurissen angefertigte Umrißskizzen wurden mit Hilfe eines Mikroskop-Zeichenspiegels erstellt. Anhand von Umrißskizzen wurden auch die Lage der maximalen Höhe auf der Längsachse ($h_{\max}$) bzw. das Kulminationsverhältnis (KV), das Verhältnis des vor $h_{\max}$ gelegenen l -Abschnitts zu dem hinter $h_{\max}$ gelegenen l -Abschnitt, und der vordere Tangentenwinkel (TV), der Winkel zwischen der Tangente des Ventralrandes und der des nach vorne abfallenden, gerade verlaufenden Teils des Dorsalrandes, bestimmt. Die beiden letztgenannten Kenngrößen sowie die zur Charakterisierung des Vorder- und Hinterrandverlaufs verwendeten Begriffe äqui-, infra- und suprakurvat wurden im Sinne der Definitionen von LÜTTIG (1962) verwendet.

Die Abgrenzung der Ontogeniestadien wurde graphisch mit Hilfe von h/l -Diagrammen vorgenommen. Hierzu wurde das Graphikprogramm MS-Chart verwendet.

Die Unterscheidung männlicher und weiblicher Klappen konnte einerseits anhand von Klappen mit sichtbaren Hodenschlauchabdrücken erfolgen oder wurde andererseits bei der Gattung *Leucocythere* in Analogie zu rezenten Vergleichsarten vorgenommen.

4.3. Abkürzungen

l	=	maximale Klappenlänge; parallel zur Tangente des Ventralrandes gemessen
h	=	maximale Klappenhöhe; senkrecht zu l gemessen
h_v	=	maximale Höhe der vorderen Klappenhälfte
h_h	=	maximale Höhe der hinteren Klappenhälfte
h/l	=	Höhen/Längen-Verhältnis
h_h/h_v	=	Verhältnis der hinteren zur vorderen Klappenhöhe
$h_{\max}$	=	Lage der maximalen Höhe auf der Längsachse

KV	=	Kulminationsverhältnis; Verhältnis des vor $h_{\max}$ gelegenen l-Abschnitts zu dem hinter $h_{\max}$ gelegenen l-Abschnitt
TV	=	vorderer Tangentenwinkel; Winkel zwischen der Tangente des Ventralrandes und der Tangente des nach vorn abfallenden, gerade verlaufenden Teils des Dorsalrandes
R	=	rechte Klappe
L	=	linke Klappe
A	=	Klappen adulter Tiere
A-1 ... A-8	=	Klappen des letzten Larvenstadiums ... Klappen des ersten Larvenstadiums
B, SF, S, Ph, K	=	Bezeichnungen der Profile
uF	=	untere Fischlage
oF	=	obere Fischlage
Bl	=	Blätterlage
SMNS	=	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

5. Systematischer Teil

Die Klassifikation erfolgt nach HARTMANN & PURI (1974).

Überfamilie Cypridacea BAIRD 1845

Familie Candonidae KAUFMANN 1900

Unterfamilie Candoninae KAUFMANN 1900

Gattung *Pseudocandona* KAUFMANN 1900

Typus-Art: *Cypris pubescens* KOCH 1837

Pseudocandona steinheimensis (SIEBER 1905)

Taf. 1, Fig. 1–10, Taf. 2, Fig. 1, 2, Abb. 3, Tab. 2, 3

- *1905 *Candona steinheimensis* n. sp. — SIEBER: 327, Textfig. 1–4, Taf. 8, Fig. 1–7.
- v 1952 *Candona steinheimensis* SIEBER 1905. — STRAUB: 480, Taf. B, Fig. 38.
- v ?1952 *Candona praecox* n. sp. — STRAUB: 483, Taf. A, Fig. 22, 23.
- 1964 *Candona steinheimensis* SIEBER 1905. — KHEIL: 25, Taf. 2, Abb. 9, Taf. 4, Abb. 1.
- 1965 *Candona compressa* (KOCH 1838) BRADY 1868. — LUTZ: 284, Abb. 8, 9.
- v ?1977 *Candona* sp. — DEHM et al.: 99, Tab. 1.
- ?1980 *Candona* (*Pseudocandona*) *compressa* (KOCH 1838) BRADY 1868. — FREELS: 64, Taf. 10, Fig. 1–10.
- v 1985 *Candona steinheimensis* SIEBER 1905. — ZÖBELEIN: 221.

Neotypus: 1 L ♂, *oxystoma*-Schichten (S36), Taf. 1, Fig. 1; SMNS 25427/1.

Meßwerte: siehe Tab. 3.

P. steinheimensis gehört zu den häufigen Arten des Steinheimer Beckens. Sie ist durchgehend in allen *Gyraulus*-Schichten, *kleini*- bis *supremus*-Schichten, vorhanden. In den *trochiformis*- und *oxystoma*-Schichten ist sie in einigen Proben dominant (S19, S33, S36). Das reichhaltige Material der Probe S36 ermöglicht eine Abgrenzung der Larvenstadien A-1 bis A-7 (Abb. 3, Tab. 2). Anhaltspunkt für die Unterscheidung von ♂♂ und ♀♀ war zunächst das Vorhandensein einiger Klappen mit Hodenschlauchabdrücken (Taf. 1, Fig. 1, 3). Da nur wenige Klappen anhand dieses Merkmals eindeutig als ♂♂ identifiziert werden konnten, wurde zur weiteren Auftrennung der hierbei festgestellte Unterschied im h/l-Verhältnis verwendet, der

aber hinsichtlich niedriger h/l-Werte bei ♂♂ bzw. hoher Werte bei ♀♀ keine zweifelsfreie Trennung erlaubt. Es bleibt daher eine gewisse Unschärfe in diesem Grenzbereich bestehen.

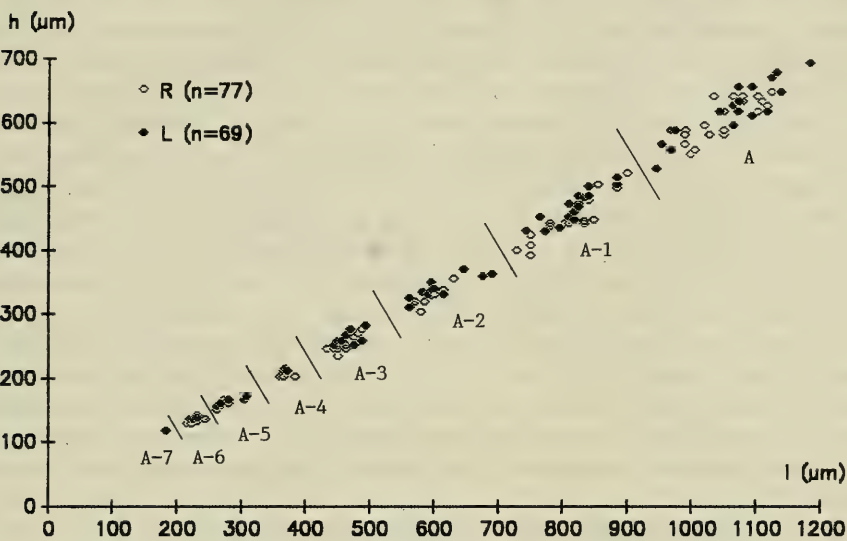


Abb. 3. *Pseudocandona steinheimensis*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der Probe S36 (oxystoma-Schichten); die Ontogeniestadien A-7 bis A sind gut abgrenzbar.

Tab. 2. Meßwerte von *Pseudocandona steinheimensis*; untere oxystoma-Schichten (S36).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-7:	L	(1)	183	—	116	—	0,634	—
A-6:	L	(4)	220— 232	(228)	134—140	(136)	0,591—0,609	(0,599)
	R	(6)	216— 244	(229)	128—135	(132)	0,549—0,609	(0,575)
A-5:	L	(5)	262— 308	(285)	155—171	(163)	0,541—0,593	(0,574)
	R	(7)	262— 280	(269)	152—165	(157)	0,568—0,602	(0,584)
A-4:	L	(3)	366— 372	(369)	210—213	(211)	0,565—0,574	(0,572)
	R	(3)	360— 384	(370)	201	—	0,523—0,558	(0,543)
A-3:	L	(8)	445— 494	(468)	250—280	(261)	0,525—0,583	(0,558)
	R	(10)	434— 488	(460)	232—274	(251)	0,514—0,562	(0,545)
A-2:	L	(12)	561— 690	(613)	308—368	(341)	0,522—0,585	(0,557)
	R	(11)	561— 630	(591)	302—354	(325)	0,522—0,562	(0,549)
A-1:	L	(16)	743— 885	(818)	427—512	(466)	0,544—0,592	(0,569)
	R	(19)	728— 900	(808)	398—518	(445)	0,520—0,585	(0,550)
A♂♂:	L	(11)	953—1133	(1050)	563—675	(625)	0,587—0,609	(0,595)
	R	(10)	975—1080	(1028)	578—638	(609)	0,581—0,616	(0,592)
A♀♀:	L	(9)	945—1185	(1073)	525—690	(608)	0,550—0,585	(0,566)
	R	(11)	990—1125	(1062)	548—645	(596)	0,549—0,578	(0,561)

Bemerkungen zur Systematik

Die Zugehörigkeit zur Gattung *Pseudocandona* gründet sich auf die Grübchenstruktur der Klappen der Larvenstadien. Dieses Merkmal weist auch *Candona praecox* STRAUB als Larve einer Art der Gattung *Pseudocandona* aus. Angesichts der Größe von *C. praecox* (bis zu 0,7 mm Länge) handelt es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um eine Larve des Stadiums A-2. In diesem Larvenstadium tritt bei der rezenten *Candona candida* in Habitaten, die in den Sommermonaten eine Erwärmung erfahren, eine Stagnation der Entwicklung ein, während in konstant kühlen Habitaten die Entwicklung kontinuierlich verläuft (ALM 1916, NÜCHTERLEIN 1969, JANZ 1983). Eine derartige Anpassung wäre auch für andere *Candona*-Arten denkbar und könnte u. a. für eine Dominanz des A-2-Stadiums in Sedimenten verantwortlich sein. Gegenüber den A-2-Stadien von *P. steinheimensis* wirkt *C. praecox* allerdings robuster, die Grübchenstruktur ist deutlicher ausgeprägt und der Dorsalrand leicht konkav eingesenkt. Da die A-2-Stadien der meisten *Pseudocandona*-Arten im gleichen Größenbereich liegen dürften, vergleichend-morphologische Untersuchungen dieser Stadien aber fehlen, kann hier nicht entschieden werden, ob die genannten Unterschiede eine Identität von *C. praecox* mit *P. steinheimensis* ausschließen.

Bei der von STRAUB (1952: Taf. B, Fig. 38) abgebildeten *Candona steinheimensis* handelt es sich um ein Gehäuse aus der OSM (Sylvana-Schichten), das aufgrund seiner Größe und Form, des Verlaufs von Dorsal- und Ventralrand sowie der lateralen Eindellungen im Vorderrand- und unteren Hinterrandbereich mit *P. steinheimensis* aus dem Steinheimer Becken gut übereinstimmt. Mangels einzelner Klappen konnten die Innenansichten nicht verglichen werden. Das gleiche gilt für die von ZÖBELEIN (1985) angeführte und von MALZ bestimmte *Candona steinheimensis* aus dem Flammenmergel der OSM. Auch bei der in DEHM et al. (1977) von MALZ aufgeführten *Candona* sp. aus dem Nördlinger Ries handelt es sich aufgrund der Larvenklappen um eine Art der Gt. *Pseudocandona*. Anhand einer mir zur Verfügung stehenden senkrecht montierten adulten L konnte nicht entschieden werden, ob sie mit *P. steinheimensis* identisch ist.

LUTZ (1965) und FREELS (1980) bewerten *P. steinheimensis* als ein Synonym zu *Candona compressa* (KOCH 1838) BRADY 1868. Daraus ergibt sich eine weit verbreitete, rezent noch vorkommende und, wie FREELS angibt, verhältnismäßig stark variierende Art. Ob diese Bewertung gerechtfertigt ist, kann augenblicklich nicht entschieden werden. Es sollten aber folgende Überlegungen hierbei berücksichtigt werden:

Die Gattung *Pseudocandona*, die fossil aufgrund der Grübchenstruktur der Larvenklappen charakterisiert werden kann, ist bei rezenten Arten mittels der Beborstung des Mandibulartasters sowie der Morphologie des Kopulationsorgans deutlich abgegrenzt. Sie umfaßt die *compressa*- und *rostrata*-Gruppe (PETKOVSKI 1969). Diesen beiden Candonengruppen gehören äußerlich sehr ähnliche bis nicht unterscheidbare (homöomorphe) Arten an, die sich hinsichtlich der Morphologie der Genitalien aber als deutlich getrennte Arten erweisen. LÜTTIG (1962: 161) bemerkt zum Problem der homöomorphen Arten: „... daß die Homöomorphie sich als scheinbar erweist, wenn man die Form der Klappen einer subtileren Beschreibung unterwirft.“ Anhand eines Teils der von ihm vorgeschlagenen Kriterien sind in Tab. 3 seine Angaben zu *C. compressa* und *C. steinheimensis* mit *C. steinheimensis* aus SIEBER (1905: Abb. 1) und *P. steinheimensis* der Probe S36 vergleichend zusammengestellt.

Tab. 3. Vergleich von *P. steinheimensis* (S36) mit Literaturangaben zu *C. compressa* und *C. steinheimensis*.

	LÜTTIG (1962)		SIEBER (1905)		Probe S36	
	<i>C. compressa</i> (KOCH) BRADY L ♀ oder ♂?	<i>C. compressa</i> (KOCH) SARS L ♀ oder ♂?	<i>C. steinheimensis</i> SIEBER L ♀ oder ♂?	<i>C. steinheimensis</i> SIEBER L ♂ (Textfig. 1)	<i>P. steinheimensis</i> (SIEBER) L ♂	<i>P. steinheimensis</i> (SIEBER) L ♀ (Taf. 1, Fig. 2)
Länge (mm):	0,88–1,04	1,05	0,77–1,03	1,08	1,077	1,058
Höhe (mm):	0,45–0,54	0,54	0,45–0,54	0,68	0,649	0,585
Länge/Höhe:	1,74–1,81	1,93	1,76–1,78	1,69	1,659	1,809
Kulminations- verhältnis:	1,61–1,65	2,65	1,91–2,04	1,65	1,60	1,44
Vorderer Tan- gentenwinkel:	4–5°	10°	10°	12°	10°	13°
Dorsalrand:	gerade, nach vorn abfallend	gerade, nach vorn abfallend	fast gerade, nach vorn abfallend	schwach gekrümmt, nach vorn abfallend	fast gerade, nach vorn abfallend	schwach gekrümmt, nach vorn abfallend
Ventralrand:	sehr schwach konkav	sehr schwach konkav	sehr schwach konkav	sehr schwach konkav	sehr schwach konkav	sehr schwach konkav
Vorderrand:	äquikurvat	äquikurvat	infrakurvat	infrakurvat	infrakurvat	infrakurvat
Hinterrand:	infrakurvat	infrakurvat	infrakurvat	infrakurvat	infrakurvat	infrakurvat

Die beste Übereinstimmung ergibt sich zwischen der von SIEBER abgebildeten männlichen L und der männlichen L aus Probe S36 (Neotypus). Der Vergleich mit den von LÜTTIG aufgelisteten Werten ist aufgrund der fehlenden Angaben zum Geschlecht erschwert. Trotzdem geht aus Tab. 3 hervor, daß *C. compressa* (KOCH) BRADY und *P. steinheimensis* hinsichtlich des vorderen Tangentenwinkels und der Form des Vorderrandes divergieren; *C. compressa* (KOCH) SARS weicht vor allem hinsichtlich des Kulminationsverhältnisses und der Form des Vorderrandes von *P. steinheimensis* ab. Aber auch das Kulminationsverhältnis der von LÜTTIG angeführten *C. steinheimensis* ist nicht identisch mit dem von *P. steinheimensis*.

Der Vergleich zeigt, daß ohne Kenntnis der Variationsbreiten und der damit erst möglichen Beurteilung der Relevanz der von LÜTTIG aufgestellten Kriterien auch diese Betrachtung unbefriedigend bleibt. Letzten Endes kann zukünftig nur der Weg über eine Revision der rezenten Arten weiterhelfen. PETKOVSKI (1969: 80) bemerkt hierzu: „Die Revision soll nicht nur die Überprüfung der bestehenden Beschreibungen und Materialien umfassen, sondern sich auf neue, weitergehende Freilanduntersuchungen ausdehnen. Nachdem die Arten rezent-zoologisch einwandfrei determiniert sind, müssen ihre Schalen auch sehr sorgfältig dargestellt werden, so daß sich auf diese Weise fossile und rezente Ostracoden umfassender vergleichen lassen.“

Gattung *Candona* BAIRD 1845

Typus-Art: *Cypris candida* O. F. MÜLLER 1776.

Candona cf. *ratisbonensis* LUTZ 1965

Taf. 2, Fig. 3, Abb. 4a

*1965 *Candona ratisbonensis* n. sp. — LUTZ: 289, Abb. 11, Taf. 13, Fig. 4, 5.

?1969 *Typhlocypris ratisbonensis* (LUTZ 1965). — CARBONNEL: 53, Textfig. 7B, pl. 1, fig. 6–8.

Von *C. cf. ratisbonensis* wurde nur eine R in einer Probe der *oxystoma*-Schichten (Ph10) gefunden:

Meßwerte: $l = 990 \mu\text{m}$, $h = 585 \mu\text{m}$, $h/l = 0,59$.

Abweichend von der LUTZschen Beschreibung ist vor allem die Größe (bei LUTZ: R: $l = 0,80 \text{ mm}$, $h = 0,49 \text{ mm}$) und die etwas höhere Lage der postero-ventralen Ecke. LUTZ fand die Art nicht im Steinheimer Becken, sondern in der OSM bei Undorf-Nittendorf in der Nähe von Regensburg.

Die von CARBONNEL (1969: 53) vorgenommene Zuordnung in die Gt. *Typhlocypris* wird nicht begründet. Aufgrund des von ihm in Textfig. 7B abgebildeten zentralen Schließmuskelfeldes, das nicht mit dem des hier gefundenen Exemplars (Abb. 4a) übereinstimmt, bleibt auch fraglich, ob es sich um dieselbe Art handelt. Damit wird aber auch das Merkmal einer postero-ventralen Ecke als Artmerkmal fraglich.

Gegenüber *P. steinheimensis* unterscheidet sich *C. cf. ratisbonensis* lediglich im Verlauf des Hinterrandes, der bei letzterer nach einer schwachen Krümmung im oberen Drittel in einen nahezu senkrecht abfallenden Teil übergeht und am Übergang in den Ventralrand eine Ecke bildet. Ansonsten kommt sie *P. steinheimensis* R♂ sehr nahe, wenngleich mangels Hodenschlauch- oder Ovarienabdrücken das Geschlecht nicht eindeutig identifizierbar ist. Ebenso wie bei *P. steinheimensis* ist die

vordere Randzone und der postero-ventrale Teil lateral eingedrückt. Es ist daher auch möglich, daß es sich bei der gefundenen Klappe nur um eine abnorme Form von *P. steinheimensis* handelt.

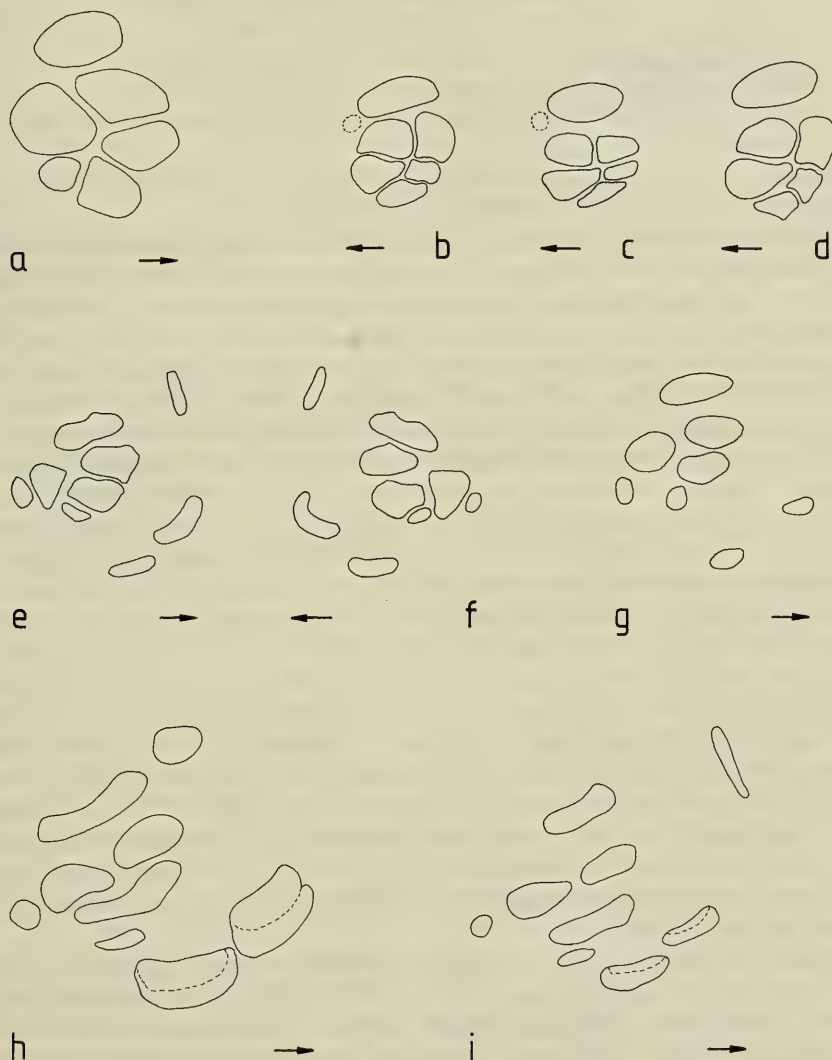


Abb. 4. Narbenmuster des zentralen Schließmuskels (Außenansicht bei Durchlicht) von:
a: *Candona* cf. *ratisbonensis*, R (Taf. 2, Fig. 3),
b: *Candonopsis arida*, L♂ (Taf. 2, Fig. 4, Neotypus),
c: *Candonopsis arida*, L♀ (Taf. 2, Fig. 6),
d: *Candonopsis arida*, hohe Form, L (S32, *trochiformis*-Schichten),
e: *Cyclocypris nitida*, R (Ph20, *oxystoma*-Schichten),
f: *Cyclocypris nitida*, L (S35, *trochiformis*-Schichten),
g: *Physocypris suborbicularis*, R (Ph11, *oxystoma*-Schichten),
h: *Heterocypris steinheimensis*, R (SF3, *sulcatus*-Schichten),
i: *Heterocypris incongruens*, R (rezent, Tübingen Stadtfriedhof).
Die eingezeichneten Pfeile zeigen nach vorne.

Gattung *Candonopsis* VAVRA 1891

Typus-Art: *Candona kingsleii* BRADY & ROBERTSON 1870.

Candonopsis arida SIEBER 1905

Taf. 2, Fig. 4–11, Abb. 4b–d, 5, Tab. 4

*1905 *Candonopsis arida* n. sp. – SIEBER: 332, Textfig. 4, Taf. 8, Fig. 15–19.

1965 *Candonopsis arida* SIEBER 1905. – LUTZ: 292, Abb. 13.

v1973 *Candonopsis* cf. *arida* SIEBER 1905. – MALZ & MOAYEDPOUR: 286, Taf. 1, Fig. 1, 2.

Neotypus: 1 L♂, *trochiformis*-Schichten (S35), Taf. 2, Fig. 4; SMNS 25429/1.

Meßwerte: $l = 833 \mu\text{m}$, $h = 405 \mu\text{m}$, $h/l = 0,49$, $KV = 1,5$.

C. arida ist durchgehend in allen *Gyraulus*-Schichten vorhanden und hinsichtlich ihrer Häufigkeit meist als „vereinzelt“ einzuordnen. In den oberen Schichten, *trochiformis*- bis *supremus*-Schichten, ist sie etwas zahlreicher vertreten. Die Proben S35 und S36 erbrachten die beste Ausbeute an Jugendstadien. Die Meßdaten dieser Proben sind in Abb. 5 aufgetragen und in Tab. 4 den Ontogeniestadien zugeordnet. Da das h/l -Diagramm ein sehr unklares Bild zeigt, bleibt die Abgrenzung der einzelnen Stadien unsicher. Eine L aus Probe S35 (Neotypus) und eine R aus Probe Ph16 (Taf. 2, Fig. 5) sind durch Hodenschlauchabdrücke als männliche Klappen ausgewiesen. Von ihren h/l -Werten ausgehend, wurde die Separierung der Klappen in ♂♂ und ♀♀ vorgenommen. Dabei ergab sich bei den linken Klappen eine gute Abgrenzung, während sich bei den rechten die Grenzwerte sehr nahekomen.

In den *trochiformis*-Schichten treten hohe Formen auf, die in ihrer extremen Ausprägung in Probe S26 gefunden wurden. Die h/l -Werte der beiden auf Taf. 2 abgebildeten Klappen (Fig. 10, 11) betragen jeweils 0,54, ihre KV-Werte 1,24 (L) und 1,23 (R). Sie entsprechen in ihrer Form der von SIEBER 1905 in Abb. 4 ($h/l = 0,5$, $KV = 1,25$, aus der Abb. berechnet) und Taf. 8, Fig. 16 wiedergegebenen und in Analogie zum Geschlechtsdimorphismus zahlreicher Candonen als ♂♂ interpretierten Klappen. Ob diese Klappen einer anderen Spezies angehören oder extreme Formen von *C. arida* darstellen, bleibt fraglich. Für letzteres spricht, daß auch „Zwischenformen“ vorhanden sind. Es bestehen auch hinsichtlich des zentralen Schließmuskelfeldes keine wesentlichen Unterschiede (vgl. Abb. 4b, c, d), und diese Formen wurden in den *trochiformis*-Schichten gefunden, in denen auch andere Arten Abwandlungen aufweisen.

Andererseits sind immer wieder Klappen vorhanden, die verglichen mit SIEBERS Abb. 2 und Taf. 8, Fig. 15 sowie den hier in Taf. 2, Fig. 4, 5, 8 dargestellten ♂♂ deutlich flacher sind, einen ausgeprägten dorsalen Scheitelpunkt, teilweise leicht konkaven nach hinten abfallenden Dorsalrand und vorn und hinten eine breitere Innenlamelle aufweisen. Die in Taf. 2, Fig. 6, 7, 9 abgebildeten Klappen sind extrem in dieser Richtung ausgeprägte Formen. Der h/l -Wert der beiden Klappen auf Taf. 2, Fig. 6 und Fig. 7 beträgt 0,46, ihre KV-Werte 1,70 (L) und 1,65 (R). Auch diese Formen stimmen hinsichtlich des zentralen Schließmuskelfeldes gut mit den anderen überein (vgl. Abb. 4b, c, d). Habituell könnten sie auch als Vertreter der Gattung *Fabaeformiscandona* angesehen werden.

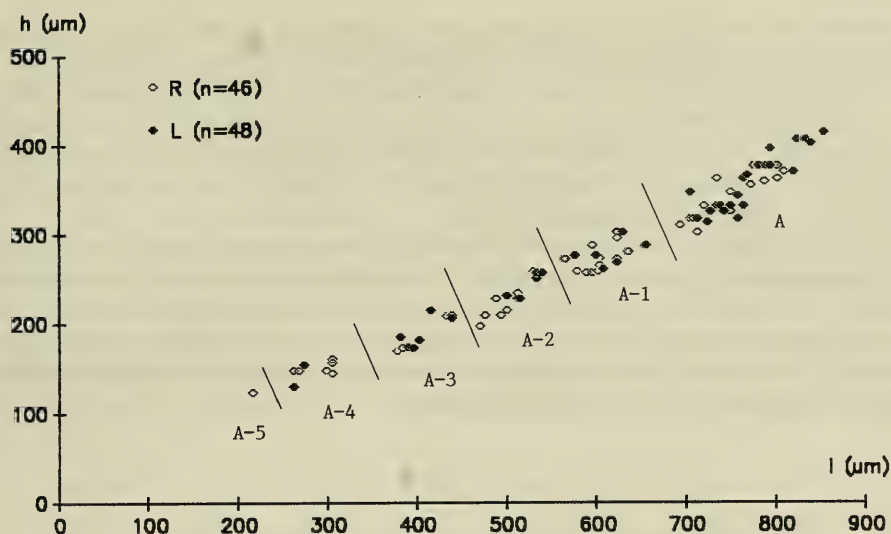


Abb. 5. *Candonopsis arida*; h/l-Diagramm rechter und linker Clappen der Proben S35, S36 (*trochiformis/oxystoma*-Schichten); die Ontogeniestadien A-5 bis A sind nicht zweifelsfrei abgrenzbar.

Tab. 4. Meßwerte von *Candonopsis arida*; obere *trochiformis*- und untere *oxystoma*-Schichten (S35, S36).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-5:	R	(1)	216	—	122	—	0,565	—
A-4:	L	(2)	262 / 274	(268)	128 / 152	(140)	0,489 / 0,555	(0,522)
	R	(6)	262–305	(291)	143–159	(149)	0,469–0,557	(0,515)
A-3:	L	(7)	381–439	(409)	171–213	(190)	0,432–0,513	(0,464)
	R	(4)	378–439	(409)	168–209	(189)	0,444–0,476	(0,460)
A-2:	L	(6)	500–540	(522)	226–255	(240)	0,439–0,478	(0,459)
	R	(7)	470–530	(496)	195–256	(219)	0,415–0,483	(0,442)
A-1:	L	(7)	576–656	(621)	259–300	(278)	0,426–0,476	(0,447)
	R	(14)	563–634	(603)	255–300	(271)	0,425–0,482	(0,451)
A♂♂:	L	(15)	705–855	(795)	345–413	(383)	0,471–0,496	(0,481)
	R	(3)	735–810	(779)	360–375	(370)	0,467–0,490	(0,475)
A♀♀:	L	(11)	713–821	(749)	311–368	(329)	0,416–0,449	(0,439)
	R	(11)	694–810	(747)	300–368	(334)	0,421–0,460	(0,447)

Bemerkungen zur Systematik

Die Gattung *Candonopsis* wird von *Candona* s. l. vor allem durch das Fehlen der Hinterrandborste der Furkaäste unterschieden. Als Klappenmerkmal führt VAN MORKHOVEN (1963: 65) eine zusätzliche Muskelnarbe frontad der zweiten Reihe des zentralen Schließmuskelfeldes (seine Fig. 86 steht auf dem Kopf!) und eine stärkere laterale Abflachung des Gehäuses an. KRSTIĆ (1976) nennt als Kennzeichen die oberste Muskelnarbe des zentralen Schließmuskelfeldes, die bei *Candonopsis* doppelt so groß wie die größte Muskelnarbe der darunter liegenden Rosette ist. Sie zeigt

außerdem auf, daß die Gt. *Fabaeformiscandona* hinsichtlich des Musters des zentralen Schließmuskelfeldes zwischen *Candonopsis* und *Candona* s. l. vermittelt.

Ein einfaches Unterscheidungsmerkmal gegenüber den in ihrer Form oft ähnlichen flachen Candonen der Gattung *Fabaeformiscandona* (*fabaeformis*- und *acuminata*-Gruppe) stellt der postero-dorsale Lappen dar, der bei *Fabaeformiscandona* entweder an L oder beiden Klappen vorhanden ist und bei *Candonopsis* fehlt (persönl. Mitt. von Herrn Dr. Danielopol).

Die Zugehörigkeit von *C. arida* zur Gattung *Candonopsis* ist vor allem aufgrund des letztgenannten Merkmals begründet. Die Merkmale hinsichtlich des zentralen Schließmuskelfeldes sind nicht eindeutig gegeben. Nur bei einigen Klappen ist eine undeutliche zusätzliche Narbenstruktur frontad der zweiten Reihe erkennbar (vgl. Abb. 4b, c), und auch die doppelte Länge der obersten Muskelnarbe gegenüber der größten Narbe der Rosette ist nicht eindeutig.

Unterfamilie Cyclocypridinae KAUFMANN 1900

Gattung *Cyclocypris* BRADY & NORMAN 1889

Typus-Art: *Cypris cinerea* BRADY 1868

Cyclocypris nitida SIEBER 1905

Taf. 3, Fig. 1–6, Abb. 4e, f, Tab. 5

*1905 *Cyclocypris nitida* n. sp. — SIEBER: 333, Textfig. 5.

1965 *Cyclocypris nitida* SIEBER 1905. — LUTZ: 295, Abb. 15.

Neotypus: 1 L, *steinheimensis*-Schichten (B29, 6), Taf. 3, Fig. 1, 1a; SMNS 25430/1.

Meßwerte: l = 448 µm, h = 287 µm, h/l = 0,64.

C. nitida ist von den *steinheimensis*- bis in die *oxystoma*-Schichten hinein vorhanden. In den *trochiformis*-Schichten kommt sie am zahlreichsten vor und ist in einigen Proben (S25, S29–32, S34, S35) sogar in die Kategorie „häufig“ einzuordnen. Eine auffallende Größen- oder Formveränderung im Profilverlauf wurde bei dieser Art nicht festgestellt.

Tab. 5. Meßwerte von *Cyclocypris nitida*; *steinheimensis*- bis *oxystoma*-Schichten (B-, S-, Ph-Profil).

	n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A:	L (20)	421–506	(443)	271–317	(285)	0,626–0,665	(0,642)
	R (19)	421–473	(441)	274–308	(290)	0,640–0,675	(0,658)

Die Muskelnarben des zentralen Schließmuskelfeldes der beiden Klappen sind nicht, wie SIEBER angibt, unterschiedlich. Sie entsprechen dem Muster der Unterfamilie Cyclocypridinae (vgl. Abb. 4e, f). Wie bei *Cyclocypris ovum* (JURINE) umgreift die rechte Klappe die linke ventral (Taf. 3, Fig. 6), was sich auch in einem etwas höheren h/l-Wert von R ausdrückt (Tab. 5). Ein gutes Unterscheidungsmerkmal gegenüber *C. ovum*, der sie ansonsten auch nach der Einschätzung von SIEBER und LUTZ sehr ähnlich ist, ist die von LUTZ angegebene Zähnnchenreihe am hinteren Ventralrand von L (Taf. 3, Fig. 1a).

Gattung *Physocypria* VAVRA 1897

Typus-Art: *Cypria bullata* VAVRA 1897.

Physocypria suborbicularis (SIEBER 1905)

Taf. 3, Fig. 7–11, Abb. 4g, 6, Tab. 6

*1905 *Cypria suborbicularis* n. sp. – SIEBER: 334, Textfig. 6, Taf. 8, Fig. 20–22.

1965 *Physocypria suborbicularis* (SIEBER 1905). – LUTZ: 297, Abb. 17.

Neotypus: 1 R, *oxystoma*-Schichten (K6), Taf. 3, Fig. 11, 11a, 11b; SMNS 25431/5.

Meßwerte: l = 548 µm, h = 372 µm, h/l = 0,68.

P. suborbicularis ist von den *steinheimensis*- bis in die *supremus*-Schichten vorhanden. Während sie im Bereich der mittleren *trochiformis*- bis mittleren *oxystoma*-Schichten meist in jeder Probe vorkommt und mehrfach in die Kategorie „verein-

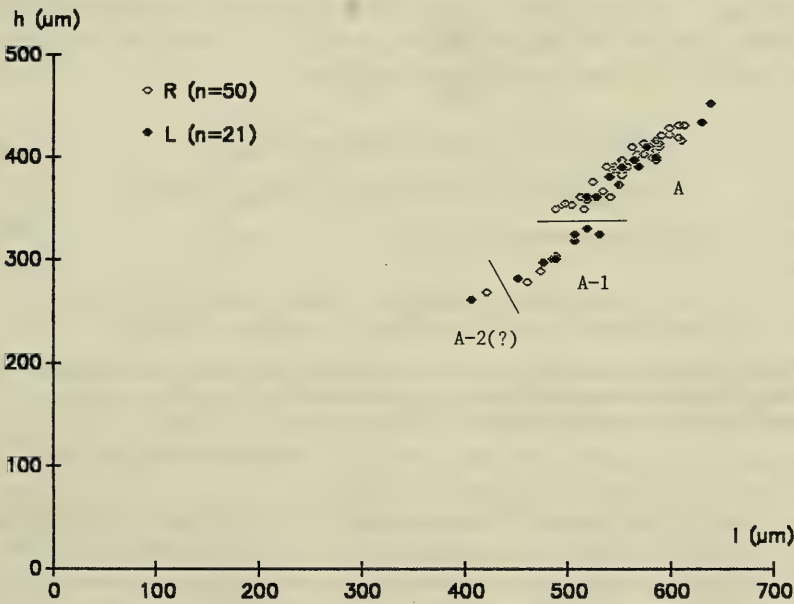


Abb. 6. *Physocypria suborbicularis*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen verschiedener Proben des S- und Ph-Profil; die Ontogeniestadien A-2 (?) bis A können unterschieden werden; von A-1 nach A findet eine überproportionale Höhenzunahme statt.

Tab. 6. Meßwerte von *Physocypria suborbicularis*; *trochiformis*- und *oxystoma*-Schichten (S-, Ph-Profil).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-2?:	L	(1)	406	—	206	—	0,640	—
	R	(1)	421	—	267	—	0,634	—
A-1:	L	(8)	451–530	(495)	280–329	(308)	0,609–0,638	(0,623)
	R	(4)	460–506	(482)	277–317	(296)	0,602–0,626	(0,614)
A:	L	(12)	518–638	(569)	360–451	(395)	0,677–0,710	(0,693)
	R	(45)	488–613	(557)	348–430	(392)	0,665–0,729	(0,704)

zelt“, in zwei Proben (Ph18, 19) sogar „zahlreich“ eingestuft wurde, ist sie im übrigen Bereich „selten“ und nicht in jeder Probe vorhanden. Im K-Profil wurden meist nur zerdrückte Klappen gefunden.

Aus dem h/l-Diagramm (Abb. 6), in dem Meßwerte aus verschiedenen Proben der *trochiformis*- und *oxystoma*-Schichten (Tab. 6) aufgetragen sind, geht hervor, daß das Stadium A-1 zwar in der Klappenlänge einen fließenden Übergang zu A aufweist, hinsichtlich der Höhe aber eine deutliche Abgrenzung besteht. Obwohl die beiden Schalenhälften bei *P. suborbicularis* ausgesprochen ungleich gestaltet sind – R besitzt einen „Dorsalbuckel“ und überragt L dorsal, L weist eine ausgeprägte Ventralausbuchtung auf, womit sie R ventral überragt –, zeigen sich im h/l-Diagramm nur geringe Unterschiede zwischen R und L. Die Muskelnarben des zentralen Schließmuskelfeldes beider Schalenhälften sind identisch und entsprechen dem Muster der Unterfamilie Cyclocypridinae (Abb. 4g). Die Zähnenreihen am unteren Vorder- und Hinterrand von R (Taf. 3, Fig. 11a, b) begründen die Zugehörigkeit zur Gt. *Physocypris*. Aufgrund der ausgeprägten Asymmetrie der beiden Schalenhälften und der Ventralausbuchtung von L ist *P. suborbicularis* gegenüber anderen Arten der Gattung deutlich unterschieden.

Familie Ilyocyprididae KAUFMANN 1900

Gattung *Ilyocypris* BRADY & NORMAN 1889

Typus-Art: *Cypris gibba* RAMDOHR 1808.

Ilyocypris binocularis SIEBER 1905

Taf. 4, Fig. 1–12, Taf. 5, Fig. 1–11, Abb. 8, 9, Tab. 7, 9

*1905 *Iliocypris binocularis* n. sp. – SIEBER: 341, Textfig. 12, Taf. 9, Fig. 11, 18, 19.

1941 *Ilyocypris binocularis* SIEBER. – TRIEBEL: 299, Taf. 1, Fig. 6.

1965 *Ilyocypris binocularis* SIEBER 1905. – LUTZ: 274, Abb. 2.

Neotypus: 1 L, *trochiformis*-Schichten (S33), Taf. 4, Fig. 8; SMNS 25432/8.

Meßwerte: l = 945 µm, h = 540 µm, h/l = 0,57.

I. binocularis ist die häufigste Ostrakodenart in den Sedimenten des Steinheimer Beckens. Sie ist durchgehend von den *kleini*- bis in die *supremus*-Schichten vorhanden. Im Bereich *sulcatus*- bis *supremus*-Schichten ist sie, von wenigen Proben abgesehen, die dominante Art mit z. T. massenhaftem Vorkommen. In den *steinheimensis*-Schichten nimmt eine andere *Ilyocypris*-Art, *Ilyocypris* sp., diese dominante Stellung ein.

Das h/l-Diagramm (Abb. 7), in dem zwischen der maximalen Höhe der vorderen Klappenhälfte (h_v) und der der hinteren Klappenhälfte (h_h) differenziert wird, zeigt eine deutliche Abgrenzung der Ontogeniestadien von Stadium A-7 bis A. Es geht daraus sowie aus Tab. 7 auch hervor, daß L und R in ihren Maßen nicht differieren. Die Höhendifferenz zwischen h_v und h_h ist bei den Klappen von A geringer als bei denen der Larvenstadien. Klappen mit Hodenschlauchabdrücken wurden nicht gefunden.

I. binocularis ist sehr vielgestaltig. In typischer Ausprägung weisen die Klappen jeweils 5 Höcker auf, wovon 3 in einer dorsalen und 2 in einer ventralen Reihe angeordnet sind. Insbesondere der dritte Höcker der dorsalen Reihe kann sehr spitz ausgezogen und nach hinten gerichtet sein (vgl. Taf. 5, Fig. 11). Als wesentliches Merkmal der Art führt LUTZ (1965) die starke Einbuchtung des Ventralrandes an.

Sowohl die Ausgestaltung der Höcker als auch die Einbuchtung des Ventralrandes ist bei Klappen derselben Probe sehr variabel. Im Profilverlauf zeigt sich zudem eine deutliche Veränderung dieser Merkmale (s. u. und Abb. 8c). Als weiteres die Art kennzeichnendes Merkmal möchte ich den insbesondere bei L meist sehr deutlich ausgeprägten Winkel am Übergang Dorsalrand-Hinterrand anführen, der nur wenig größer als 90° ist, sowie das damit zusammenhängende Merkmal des infrakurvat ver-

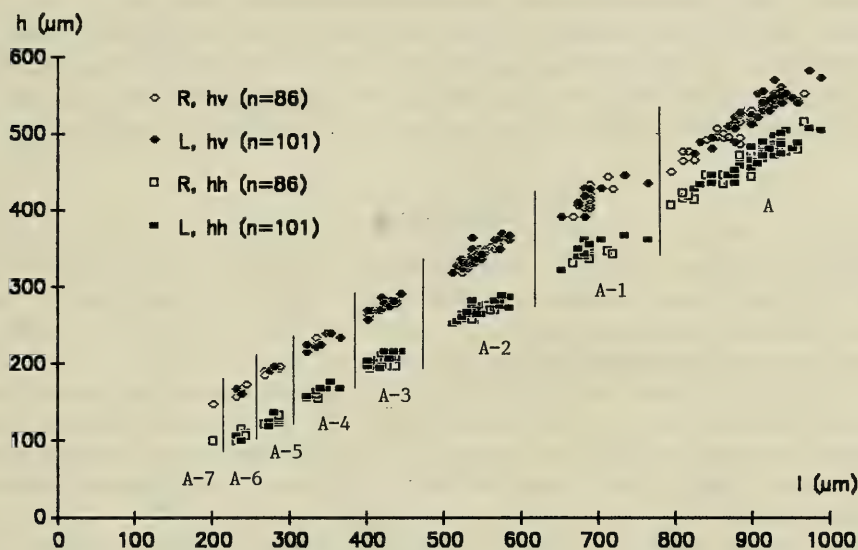


Abb. 7. *Ilyocypris binocularis*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der Probe S37 (*oxystoma*-Schichten); es ist jeweils die größte Höhe der vorderen (h_v) und der hinteren Klappenhälfte (h_h) aufgetragen; die Ontogeniestadien A-7 bis A sind deutlich gegeneinander abgrenzbar.

Tab. 7. Meßwerte von *Ilyocypris binocularis*; untere *oxystoma*-Schichten (S37).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-7:	R	(1)	201	—	146	—	0,726	—
A-6:	L	(2)	232 / 238	(235)	159 / 165	(162)	0,668 / 0,711	(0,690)
	R	(4)	232–244	(240)	155–171	(166)	0,668–0,701	(0,691)
A-5:	L	(3)	274–280	(276)	189–195	(191)	0,690–0,696	(0,692)
	R	(6)	268–287	(281)	189–195	(192)	0,669–0,705	(0,682)
A-4:	L	(7)	323–366	(341)	213–238	(227)	0,634–0,690	(0,664)
	R	(2)	335 / 338	(337)	226 / 232	(229)	0,669 / 0,693	(0,681)
A-3:	L	(9)	402–445	(422)	256–290	(274)	0,637–0,679	(0,650)
	R	(10)	402–439	(421)	262–281	(272)	0,631–0,656	(0,646)
A-2:	L	(27)	512–585	(543)	317–369	(341)	0,607–0,676	(0,627)
	R	(20)	518–570	(543)	317–354	(337)	0,605–0,637	(0,620)
A-1:	L	(10)	653–765	(695)	390–445	(418)	0,569–0,619	(0,601)
	R	(10)	668–720	(692)	390–443	(415)	0,583–0,628	(0,599)
A:	L	(43)	825–990	(910)	473–582	(531)	0,556–0,613	(0,584)
	R	(33)	795–968	(883)	450–552	(510)	0,548–0,594	(0,578)

laufenden Hinterrandes. Verglichen mit der zweiten vorgefundenen *Ilyocypris*-Art, *Ilyocypris* sp., weist *I. binocularis* in der Regel in Dorsalansicht ein spitzer auslaufendes Vorder- und Hinterende auf, und die Verwachsungszonen sind breiter ausgebildet. Diese Merkmale scheinen aber mit der Ausprägung der Höcker zusammenzuhängen, da bei schwacher Ausprägung oder Fehlen derselben auch *I. binocularis*-Klappen stärker gewölbt sind und damit ein allmähliches Auslaufen von Vorder- und Hinterende gegeben ist. Anhand der genannten Merkmale konnte in den Proben der unteren *Gyraulus*-Schichten, *kleini*- bis *sulcatus*-Schichten, *Ilyocypris* sp. von *I. binocularis* deutlich unterschieden werden (vgl. Tab. 9) und wird deshalb nicht als Variante von *I. binocularis* betrachtet. In den übrigen Proben muß aufgrund fließender Übergänge in der Merkmalsausprägung davon ausgegangen werden, daß die vorgefundenen *Ilyocypris*-Klappen alle derselben Art, *I. binocularis*, angehören.

Veränderung im Profil

Die Veränderung im Profilverlauf hinsichtlich der Länge, des h/l -Verhältnisses, des h_h/h_v -Verhältnisses sowie der Ausprägung der Höcker sind in den Abb. 8, 9 dargestellt. In den *kleini*-, *steinheimensis*- und *tenuis*-Schichten waren zu wenige vollständig erhaltene Klappen vorhanden, um wie bei den aufgetragenen Werten 30–40 Einzelmessungen zu erhalten.

1. Länge. — Während die durchschnittliche Klappenlänge in den unteren *steinheimensis*-Schichten 830–850 μm beträgt, ergibt sich in den oberen *steinheimensis*-Schichten ein Wert von 915 μm . In den *sulcatus*-Schichten zeigt sich zunächst eine Abnahme der Länge bis auf Werte, die denen der unteren *steinheimensis*-Schichten entsprechen und z. T. sogar noch etwas niedriger liegen (821 μm bei 11,3 m). Von den mittleren *sulcatus*- bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten ist wieder eine deutliche Zunahme der durchschnittlichen Klappenlänge zu erkennen, wobei in den oberen *sulcatus*- und unteren *trochiformis*-Schichten Werte von bis zu 970 μm erreicht werden. Nach einer leichten Abnahme in den mittleren *trochiformis*-Schichten pendeln sich die Werte bis auf wenige Abweichungen im Bereich 900–950 μm ein. Die Differenz zwischen dem niedrigsten (821 μm bei 11,3 m) und höchsten (974 μm bei 13,1 m) Mittelwert beträgt 153 μm . Auf den niedrigen Wert bezogen entspricht dies einer Längendifferenz von 18,6%.

2. h/l -Verhältnis. — Im Unterschied zur eben betrachteten Klappenlänge, die eine absolute Meßgröße ist, stellt das h/l -Verhältnis eine relative Meßgröße dar, die als einfacher Formparameter gelten kann.

Die festgestellte Längenzunahme von den unteren zu den oberen *steinheimensis*-Schichten ist aufgrund des sich kaum verändernden h/l -Wertes als Größenzunahme zu bewerten, d. h. es hat auch die maximale Höhe vergleichbar zugenommen. Im weiteren Profilverlauf zeigt sich eine Verschiebung des h/l -Verhältnisses. In den unteren und mittleren *sulcatus*-Schichten liegen die h/l -Werte, von wenigen Ausnahmen abgesehen, über denen der *steinheimensis*-Schichten, die Klappen sind also relativ höher, während sie in den oberen *sulcatus*-Schichten bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten in der Regel darunter liegen, also relativ flacher sind. Die in diesem Profilabschnitt festgestellten Längenveränderungen sind demnach nicht mit gleichlaufenden Höhenveränderungen verbunden. Von den mittleren *trochiformis*-Schichten an verschiebt sich das h/l -Verhältnis wieder zu höheren Werten und überhaupt den höchsten Werten hin, die in den *oxystoma*-Schichten weitgehend beibehalten werden. Da sich die durchschnittliche Klappenlänge in diesem Bereich nicht

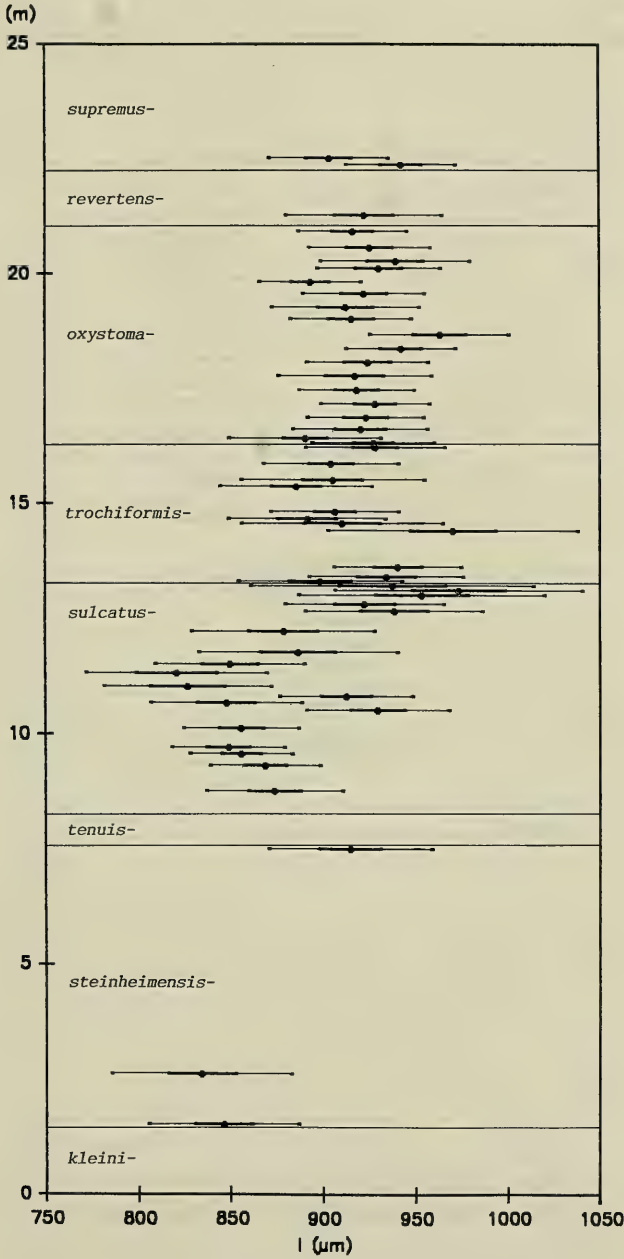


Abb. 8a. *Ilyocypris binocularis*; Veränderung der Klappenlänge (l) im Profilverlauf. Die Meterangabe der Ordinate bezieht sich auf das Gesamtprofil (vgl. Abb. 20). Aufgetragene sind Mittelwerte aus 30–40 Einzelmessungen. Die Standardabweichung (s) – dünne Balken – sowie die Konfidenzgrenzen (μ , der wahre Mittelwert liegt mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% in den angegebenen Grenzen) – dicke Balken – sind jeweils eingezeichnet.

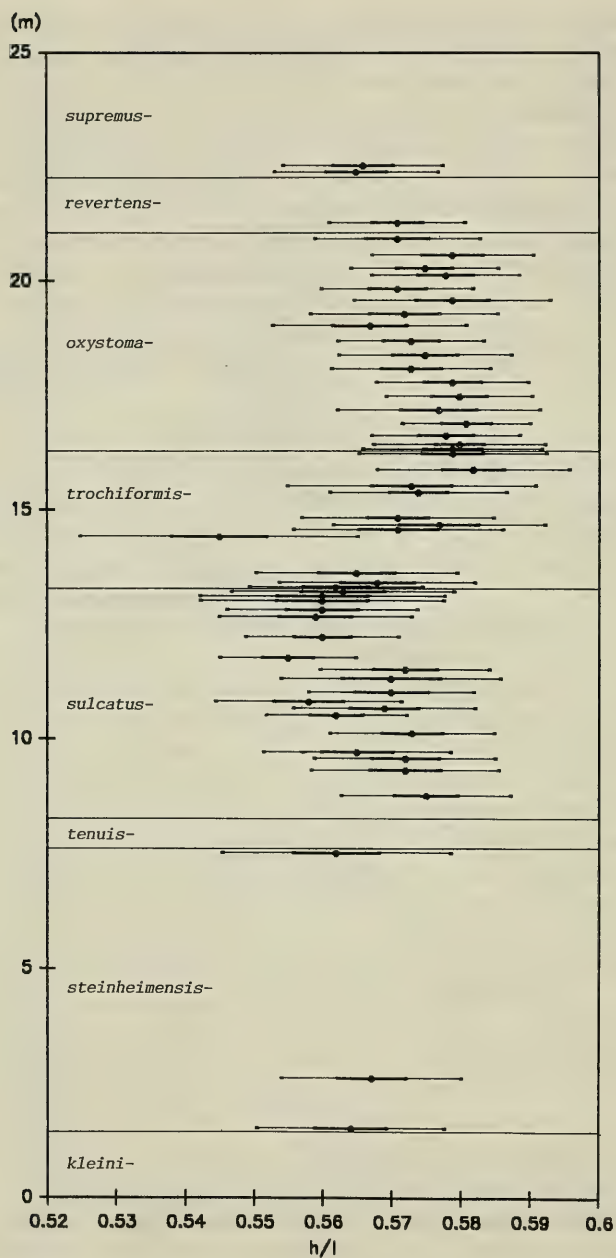


Abb. 8b. *Ilyocypris binocularis*; Veränderung des Höhen/Längen-Verhältnisses (h/l) im Profilverlauf (Erläuterungen siehe Abb. 8a).

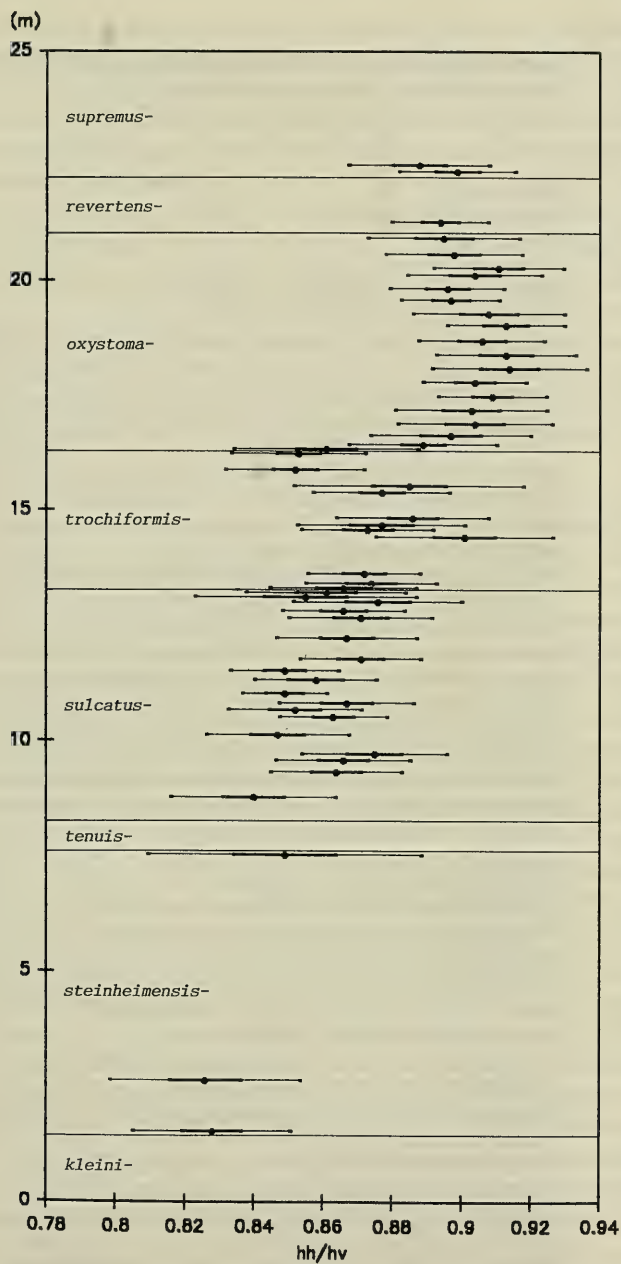


Abb. 8c. *Ilyocypris binocularis*; Veränderung des Verhältnisses der größten Höhe der hinteren zur größten Höhe der vorderen Klappenhälfte (h_h/h_v) im Profilverlauf (Erläuterungen siehe Abb. 8a).

wesentlich vermindert, sind die höheren h/l -Werte Ausdruck einer Höhenzunahme der Klappen. In den *supremus*-Schichten sind schließlich wieder flachere Klappen vorhanden.

3. h_h/h_v -Verhältnis. — Diese ebenfalls relative Meßgröße kann als indirektes Maß für die Neigung des Dorsalrandes gelten, steht aber auch in Zusammenhang mit dem von LUTZ (1965) angegebenen, die Art *I. binocularis* charakterisierenden Merkmal der Einbuchtung des Ventralrandes. Kleine h_h/h_v -Werte zeigen einen großen Unterschied zwischen der hinteren und der vorderen Klappenhöhe an, womit eine stärkere Neigung des Dorsalrandes nach hinten und meist auch eine stärkere Einbuchtung des Ventralrandes verbunden ist.

Aus Abb. 8c geht eine Gesamttendenz der stetigen Zunahme der Mittelwerte mit einer deutlichen Regression im Bereich der oberen *trochiformis*-Schichten beim Übergang in die *oxystoma*-Schichten hervor. Die Neigung des Dorsalrandes nimmt also im Profilverlauf tendenziell ab, und auch die ventrale Einbuchtung wird schwächer.

4. Ausprägung der Höcker. — Die Erfassung der Skulpturveränderung ist mittels einfacher Meßgrößen nicht möglich. Eine zunächst beabsichtigte Beurteilung der Skulptur durch Messen der maximalen Klappenbreite im Bereich des dritten Höckers der dorsalen Höckerreihe erwies sich als nicht möglich, da höckerlose Klappen und Klappen mit geringer Höckerausprägung meist eine stärkere Wölbung aufweisen als Klappen mit spitz auslaufenden Höckern und damit die Meßwerte der maximalen Klappenbreite sich oft nur geringfügig unterscheiden. Die deutlich sichtbaren Unterschiede kommen dabei nicht zum Ausdruck. Außerdem sind gerade die am markantesten ausgeprägten Höcker in der Regel nach hinten orientiert, was ebenfalls nicht mit einer wesentlichen Breitenzunahme einhergeht. Deshalb wurden vier gut abgrenzbare Skulpturtypen definiert und jeweils deren prozentualer Anteil je Probe errechnet:

Typ 1: höckerlos (Taf. 5, Fig. 1–5)

Typ 2: schwach ausgeprägte stumpfe Höcker
(Taf. 4, Fig. 5–7, 10–12).

Typ 3: deutlich ausgeprägte stumpfe Höcker
(Taf. 4, Fig. 4, 9, Taf. 5, Fig. 6, 10).

Typ 4: kräftig ausgeprägte Höcker; dritter Höcker der dorsalen Reihe spitz auslaufend
(Taf. 4, Fig. 1–3, 8, Taf. 5, Fig. 7, 9, 11).

Auch dieses Verfahren kann natürlich die Vielfalt der Skulpturvarianten letzten Endes nicht zum Ausdruck bringen. Eine Verfeinerung durch Aufstellen weiterer Typen würde aber einerseits den subjektiven Charakter dieses Verfahrens noch erhöhen und andererseits die Überschaubarkeit im Diagramm erschweren.

Aus Abb. 9 geht hervor, daß in den drei Proben aus den *steinheimensis*-Schichten jeweils mindestens 90% der Klappen eine deutlich ausgeprägte Höckerskulptur (Typ 3 und 4) aufweisen und davon in einer Probe mehr als 60% auch spitz aus-

Abb. 9. *Ilyocypris binocularis*; Veränderung des %-Anteils der 4 Skulpturtypen im Profilverlauf (Meterangabe der Ordinate bezieht sich auf das Gesamtprofil, vgl. Abb. 20): Typ 1 = höckerlos, Typ 2 = schwach ausgeprägte, stumpfe, Höcker, Typ 3 = deutlich ausgeprägte, stumpfe Höcker, Typ 4 = kräftig ausgeprägte Höcker und dritter Höcker der dorsalen Reihe spitz auslaufend. Es wurden dieselben Klappen (jeweils 30–40 Stück) wie in Abb. 8 bewertet.



laufende Höcker (Typ 4) besitzen. Im Bereich der *sulcatus*-Schichten ist von den unteren zu den mittleren *sulcatus*-Schichten eine mäßige Abnahme der Anteile an Klappen mit ausgeprägter Höckerskulptur erkennbar. Insbesondere geht der Anteil an spitzhöckerigen Klappen deutlich zurück. In den oberen *sulcatus*-Schichten erhöht sich deren Anteil aber wieder und erreicht in den *trochiformis*-Schichten erneut Werte bis zu 60%. Trotz dieser deutlichen Dominanz der Klappen mit ausgeprägter Höckerskulptur findet sich in den Proben dieser Schichten aber das gesamte Spektrum der Höckerausprägung, inklusive des höckerlosen Typ 1, wieder. In den sich anschließenden *oxystoma*-Schichten nehmen die Formen mit schwach ausgeprägten Höckern und die höckerlosen Formen zunehmend größere Anteile ein, so daß spitzhöckerige Formen nur noch in den unteren *oxystoma*-Schichten und Formen des Typ 3 bis in den Bereich der mittleren *oxystoma*-Schichten vorkommen. In den obersten *oxystoma*- sowie den *revertens*-Schichten sind schließlich allein höckerlose Formen vorhanden. Erst in den beiden Proben der unteren *supremus*-Schichten treten wieder alle Skulpturtypen auf, und mehr als 50% der Klappen weisen kräftig ausgeprägte Höcker auf.

Ilyocypris sp.

Taf. 6, Fig. 1–5, Abb. 10, Tab. 8, 9

Ilyocypris sp. wird, wie oben bereits erwähnt, nicht als Formvariante von *I. binocularis* gedeutet, da sie sich aufgrund der in Tab. 9 angeführten Merkmale von dieser unterscheiden läßt. Sie ist eine Art, die eher dem sehr unklar umgrenzten Arten- oder Formenkreis von *Ilyocypris bradyi* und *Ilyocypris gibba* zuzuordnen ist.

Das Auftreten von *Ilyocypris* sp. beschränkt sich auf die unteren *Gyraulus*-Schichten, *kleini*- und *sulcatus*-Schichten. In den *kleini*-Schichten ist sie „zahlreich“, in den *steinheimensis*-Schichten „häufig“ vorhanden und meist die dominante Art. In den *tenuis*- und *sulcatus*-Schichten tritt sie mit Ausnahme von Probe SF16 (untere *sulcatus*-Schichten) nur noch „vereinzelt“ bis „selten“ auf. Auch bei dieser Art zeigen sich beim Vergleich der Klappen älterer mit denen jüngerer Schichten Unterschiede. So weisen die Klappen aus Probe SF16 (untere *sulcatus*-Schichten) gegenüber denen der Probe B29, 2 (*steinheimensis*-Schichten) eine deutlichere Ausprägung der Höhendifferenz zwischen h_v und h_h auf (vgl. Abb. 10 und Tab. 8).

Auf eine genauere Zuordnung oder eventuelle Neubeschreibung von *Ilyocypris* sp. muß hier verzichtet werden, denn die Artabgrenzung innerhalb der Gattung *Ilyocypris* allein anhand von Klappenmerkmalen ist völlig unklar. Obwohl allenthalben die große Variabilität von *Ilyocypris*-Arten sowie die geringe Artspezifität, die deren Skulptur beizumessen ist, betont wird, werden letzten Endes aber doch gerade

Tab. 8. Meßwerte von *Ilyocypris* sp.

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
<i>steinheimensis</i> -Schichten (B29,2)								
A:	L	(20)	743–885	(822)	409–495	(461)	0,529–0,589	(0,560)
	R	(20)	758–923	(823)	405–495	(447)	0,519–0,568	(0,543)
untere <i>sulcatus</i> -Schichten (SF16)								
A:	L	(25)	735–960	(846)	398–525	(479)	0,508–0,614	(0,567)
	R	(25)	758–960	(850)	420–525	(476)	0,537–0,579	(0,560)

Skulpturmerkmale zur Artabgrenzung herangezogen. Die Ausführungen zu *I. binocularis* zeigen, daß die Variabilität von *Ilyocypris*-Arten recht breit sein kann. Versteht man die „Art“ im biologischen Sinn, wird auch hier nur der Weg über eine Revision der rezenten Arten bleiben, bei der ein ökologisch möglichst weitgestreutes Material betrachtet werden sollte.

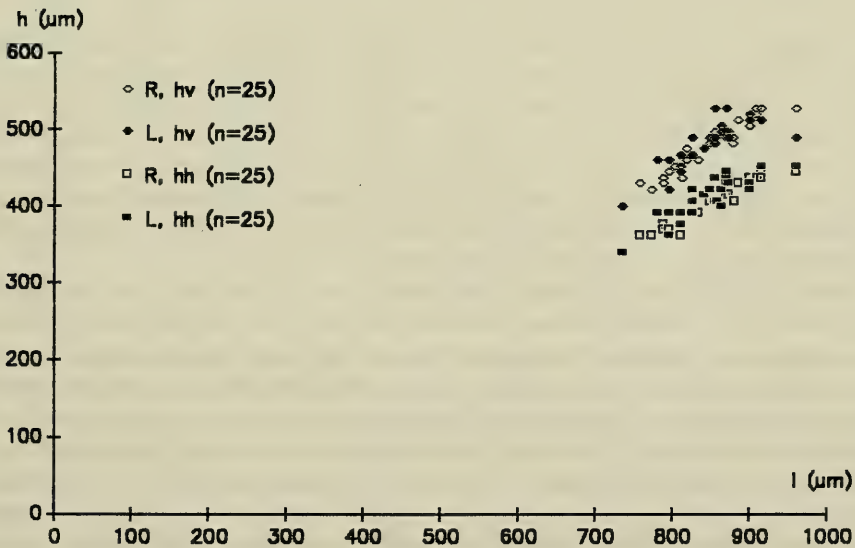
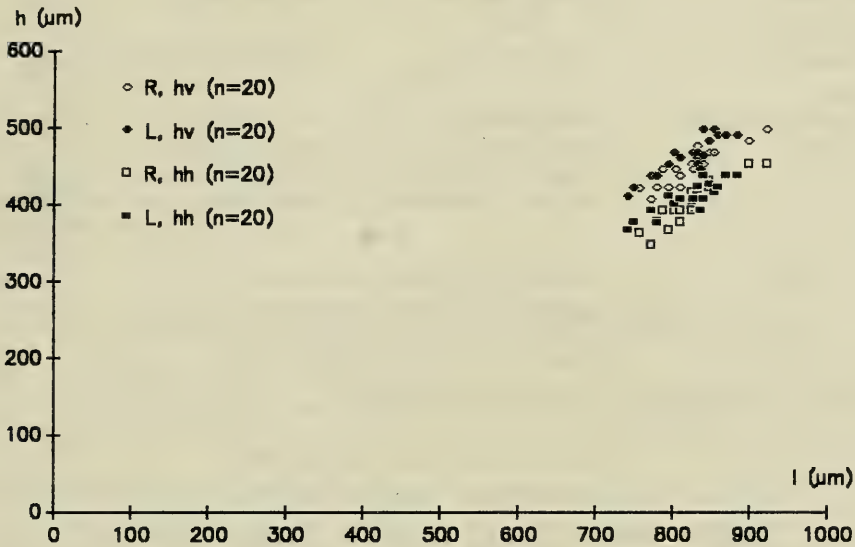


Abb. 10. *Ilyocypris* sp.; h/l -Diagramm rechter und linker Klappen adulter Individuen; oben: der Probe B29, 2 (*steinheimensis*-Schichten), unten: der Probe SF16 (*sulcatus*-Schichten); es ist jeweils die größte Höhe der vorderen (h_v) und hinteren Klappenhälfte (h_h) aufgetragen.

Tab. 9. Vergleich von *Ilyocypris* sp. mit *Ilyocypris binocularis*.

	<i>Ilyocypris</i> sp.	<i>Ilyocypris binocularis</i>
Winkel zwischen Dorsal- und Hinterrand:	stumpf	nahezu rechtwinkelig
Hinterrand:	äquikurvat	infrakurvat
Ventralrand:	schwach konkav	deutlich konkav
Hinterende in Dorsalansicht:	gerundet	meist spitz auslaufend
Skulptur		
– Grübchenstruktur:	eher feinmaschig	eher grobmaschig
– Höcker:	selten vorhanden	häufig vorhanden
	2 dorsal, 1 ventral	3 dorsal, 2 ventral
	schmale Höckerbasis	breite Höckerbasis, die beiden ventralen häufig basal verschmolzen

Familie Cyprididae BAIRD 1845
Unterfamilie Cyprinotinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Cyprinotus* BRADY 1886

Typus-Art: *Cyprinotus cingalensis* BRADY 1886.

Cyprinotus inaequalis (SIEBER 1905)

Taf. 6, Fig. 6–9, Abb. 11, Tab. 10

* 1905 *Cypris inaequalis* n. sp. – SIEBER: 337, Textfig. 9, Taf. 9, Fig. 1–4.
non 1907 *Cypria inaequalis* SIEBER sp. – MEHES: 524, Taf. 5, Fig. 1–5.
Neotypus: 1 R, *oxystoma*-Schichten (Ph12), Taf. 6, Fig. 7, 7a; SMNS 25434/2.
Meßwerte: l = 1140 µm, h = 762 µm, h/l = 0,67.

C. inaequalis wurde in einem recht engen Bereich in den *oxystoma*-Schichten (Ph8–19) gefunden. Als „zahlreich“ bis „häufig“ kann sie nur für einen noch engeren Bereich (Ph16–19) eingestuft werden. Ein Schalenbruchstück mit erhaltenem Vorderrand einer R (Taf. 6, Fig. 9), das in den unteren *supremus*-Schichten (K19) gefunden wurde und mit großer Wahrscheinlichkeit dieser Art zuzuordnen ist, liefert aber einen Hinweis darauf, daß *C. inaequalis* später erneut im Steinheimer See auftrat. Im Unterschied zu den Exemplaren aus den *oxystoma*-Schichten weist das Bruchstück eine retikulierte Oberfläche auf.

Anhand der Klappen der Probe Ph19 wurde eine Abgrenzung der Ontogeniestadien mittels eines h/l-Diagramms versucht (Abb. 11). Die aufgetragenen Meßwerte zeigen zwar eine deutliche Gruppierung der A und auch der kleinsten der gemessenen Klappen, A-4, eine eindeutige Abgrenzung der übrigen Stadien geht aber daraus nicht hervor, so daß die hier dargestellte Interpretation unsicher bleibt. Die Meßwerte der Stadien A-4 bis A (Tab. 10) belegen, daß L stets länger als R ist; sie umgreift R frontal und caudal. Hinsichtlich der Höhe zeigt sich ein deutlicher Unterschied erst bei A, wo R aufgrund der Ausbildung eines Dorsalbuckels deutlich höher ist. Der durchschnittliche h/l-Wert von R ist hier deutlich höher als bei L, während er bei den übrigen Stadien nur jeweils knapp über dem von L liegt.

Bemerkungen zur Systematik

SIEBER (1905: 338) äußert bereits die Vermutung, daß *Cypris inaequalis* aufgrund der Saumverhältnisse, der Bezahnung des Außenrandes sowie der Muskelabdrücke

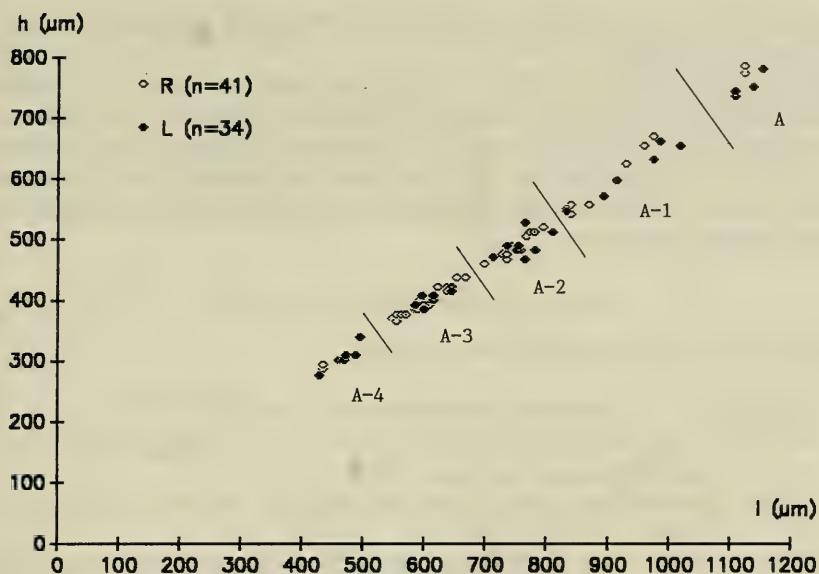


Abb. 11. *Cyprinotus inaequalis*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der Probe Ph19 (*oxystoma*-Schichten); während die Ontogeniestadien A-4 und A deutlich abgegrenzt sind, ist die Abgrenzung von A-3 bis A-1 nicht zweifelsfrei.

Tab. 10. Meßwerte von *Cyprinotus inaequalis*; *oxystoma*-Schichten (Ph19).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-4:	L	(6)	428— 495	(470)	275—338	(305)	0,631—0,683	(0,649)
	R	(3)	435— 461	(444)	285—300	(293)	0,651—0,674	(0,660)
A-3:	L	(7)	585— 645	(614)	383—420	(402)	0,638—0,680	(0,655)
	R	(18)	548— 668	(598)	364—435	(394)	0,638—0,676	(0,658)
A-2:	L	(10)	713— 810	(760)	465—525	(487)	0,608—0,686	(0,640)
	R	(12)	698— 795	(751)	458—518	(488)	0,633—0,660	(0,651)
A-1:	L	(7)	833—1020	(922)	544—660	(600)	0,638—0,669	(0,651)
	R	(6)	840— 975	(903)	540—668	(599)	0,638—0,685	(0,663)
A:	L	(4)	1110—1155	(1129)	735—780	(752)	0,658—0,675	(0,666)
	R	(2)	1125 / 1125	(1125)	773 / 784	(779)	0,687 / 0,697	(0,692)

in die Gattung *Cyprinotus* zu stellen sei. Aufgrund des deutlichen Dorsalbuckels und der Höckerreihen am Vorder- und Hinterrand von R gehört die Art gemäß den Ausführungen von MALZ (1976) unzweifelhaft in die Gattung *Cyprinotus*. Nach MALZ (1976: 191) gilt *Cyprinotus subtriangulatus* (GAGIC 1972) aus miozänen Ablagerungen Serbiens als bislang älteste *Cyprinotus*-Art, die das Merkmal Dorsalbuckel aufweist. Diese ist im Unterschied zu *C. inaequalis* sehr viel kleiner ($l = 0,61-0,68$ mm) und weist einen „Links-Buckel“ auf. *C. inaequalis* stellt demnach die bislang älteste Art der Gattung mit einem „Rechts-Buckel“ dar. Es sei hier angemerkt, daß *Cypris fraasi* SCHÜTZE 1907 aus der Bunten Breccie von Weilheim/Ries ebenfalls der Gattung *Cyprinotus* s. str. zuzordnen ist und ebenso wie die vermutlich mit ihr identische *Cyprinotus* sp., die kürzlich in Proben aus der USM

(Eggingen-Mittelhart 2, Ulmer-Schichten, leg. WERNER) gefunden wurde, einen „Links-Buckel“ aufweist.

Die von MEHES (1907) aufgeführte *Cypria inaequalis* SIEBER sp. ist mit Sicherheit nicht identisch mit *Cyprinotus inaequalis*. Allein der immense Größenunterschied (*Cypria inaequalis*: $l = 0,44/0,48$ mm), aber auch seine Darstellungen (MEHES 1907: Taf. 5, Fig. 1–5) schließen dies aus. Aufgrund der Größe, der Form und der Höckerreihe am Schalenrand von R handelt es sich hierbei möglicherweise um eine Art der Gattung *Physocypria*.

Gattung *Heterocypris* CLAUS 1893

Typus-Art: *Cypris incongruens* RAMDOHR 1808.

Heterocypris steinheimensis (LUTZ 1965)

Taf. 7, Fig. 1–6, Taf. 8, Fig. 1–5, Taf. 9, Fig. 1–7, Abb. 4h, 12, 13, Tab. 11, 13

1905 *Cypris* ? – SIEBER: 345, Textfig. 14.

* 1965 *Cyprinotus incongruens* (RAMDOHR 1808) ssp. *steinheimensis* n. ssp. – LUTZ: 301, Abb. 20, Taf. 13, Fig. 6, 7.

H. steinheimensis ist von den *kleini*- bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten vorhanden. In den tieferen *Gyraulus*-Schichten (*kleini*-, *steinheimensis*-, *tenuis*-Schichten) und in den mittleren *trochiformis*-Schichten ist sie als „selten“ bis „vereinzelt“ einzuordnen. In den *sulcatus*- und unteren *trochiformis*-Schichten ist sie dagegen „zahlreich“ bis „häufig“ vorhanden. In diesem Bereich stimmt die sich ebenfalls im Profil verändernde Art am besten mit der Beschreibung von LUTZ (1965) überein.

Das h/l-Diagramm (Abb. 12) zeigt die Abgrenzung der Ontogeniestadien A-5 bis A. Aus den dazugehörigen Meßwerten (Tab. 11) geht hervor, daß L bei allen erfaßten Stadien jeweils sowohl länger als auch höher ist als R. Der von A-5 nach A abnehmende h/l-Wert zeigt an, daß beide Klappen während der Larvalentwicklung eine zunehmende Streckung erfahren.

Veränderung im Profil

Die in den Proben der *kleini*- und *steinheimensis*-Schichten gefundenen Klappen, unter denen sich auch Exemplare mit deutlichen Hodenschlauchabdrücken befinden (Taf. 7, Fig. 1–4), wurden zunächst nicht *H. steinheimensis* zugeordnet. Sie unterscheiden sich von Exemplaren aus den *sulcatus*- und *trochiformis*-Schichten durch ihre geringere Größe, eine schmalere Innenlamelle und Verwachsungszone, eine deutlichere Ausprägung der Höckerreihe am unteren Vorder- und Hinterrand von R sowie ein in Dorsalansicht nicht schnabelartig zulaufendes Vorder- und Hinterende. In den *tenuis*- und unteren *sulcatus*-Schichten (SF18, SF8, SF16) fanden sich aber Klappen, die die genannten Unterschiede verwischen (Taf. 7, Fig. 3–6). Ich möchte daher die Hypothese aufstellen, daß auch bei *H. steinheimensis* im Übergangsbereich von den *steinheimensis*- in die *sulcatus*-Schichten eine morphologische Veränderung einsetzt, die im wesentlichen in einer stärkeren Ausprägung des vorderen und hinteren Schalenrandes besteht. Damit verbunden ist die in Dorsalansicht schnabelartige Ausprägung des Vorder- und Hinterendes, die im Profilverlauf nach oben zu immer deutlicher wird, und die breitere Ausprägung der Innenlamelle und Verwachsungszone, die bei R die Reduktion des gattungsspezifischen Merkmals der Höckerreihen

am unteren Vorder- und Hinterrand mit sich bringt. Da Klappen männlicher Tiere in jüngeren Schichten als den unteren *sulcatus*-Schichten (SF15) nicht mehr gefunden wurden, die Art aber erst danach ihr individuenreichstes Vorkommen im Profil aufweist, könnte der Beginn der morphologischen Veränderung mit dem Übergang von zweigeschlechtlicher zu parthenogenetischer Reproduktion zusammenfallen.

Als Besonderheit wurde in den *tenuis*-Schichten (SF18) eine L (!) mit Höckern am unteren Vorder- und Hinterende gefunden (Taf. 8, Fig. 5).

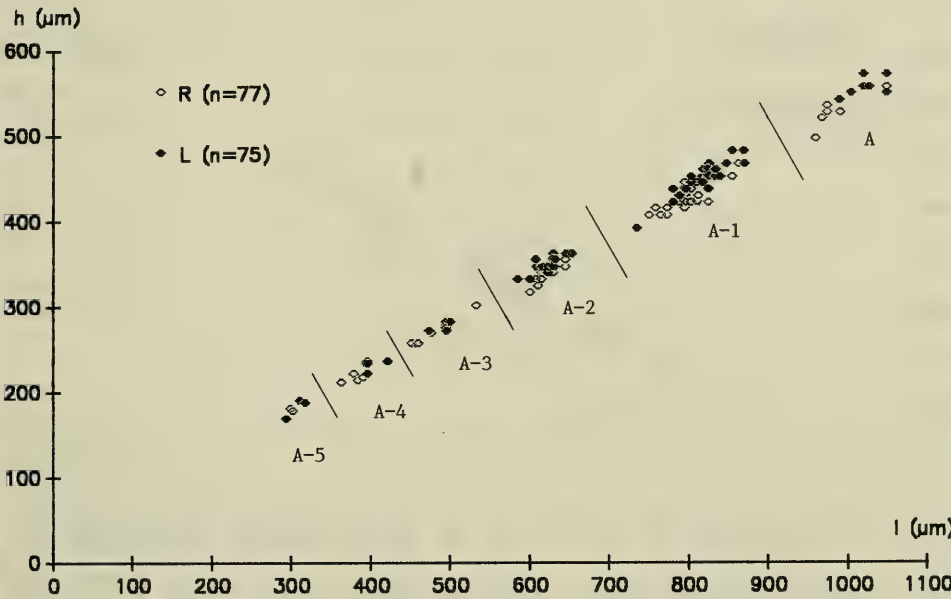


Abb. 12. *Heterocypris steinheimensis*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der Probe S17 (*trochiformis*-Schichten); die Ontogeniestadien A-5 bis A sind gut abgrenzbar.

Tab. 11. Meßwerte von *Heterocypris steinheimensis*; untere *trochiformis*-Schichten (S17).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-5:	L	(3)	293– 317	(307)	168–189	(181)	0,573–0,608	(0,589)
	R	(2)	299 / 302	(301)	177 / 180	(179)	0,586 / 0,602	(0,594)
A-4:	L	(5)	393– 421	(400)	220–235	(231)	0,556–0,593	(0,577)
	R	(4)	363– 390	(379)	210–220	(215)	0,554–0,582	(0,567)
A-3:	L	(5)	473– 500	(491)	270–280	(275)	0,545–0,571	(0,560)
	R	(8)	451– 533	(483)	255–300	(271)	0,557–0,568	(0,562)
A-2:	L	(19)	585– 653	(623)	330–360	(348)	0,543–0,581	(0,558)
	R	(20)	585– 645	(619)	315–353	(338)	0,525–0,567	(0,547)
A-1:	L	(36)	735– 870	(820)	390–480	(449)	0,527–0,564	(0,547)
	R	(36)	750– 863	(803)	405–465	(428)	0,509–0,557	(0,533)
A:	L	(7)	990–1050	(1023)	540–570	(555)	0,522–0,559	(0,543)
	R	(7)	960–1050	(987)	495–555	(525)	0,516–0,547	(0,532)

Bemerkungen zur Systematik

Aufgrund des fehlenden dorsalen Schalenbuckels ist *H. steinheimensis* nach den Ausführungen von MALZ (1976) in die Gattung *Heterocypris* zu stellen. Die Unterschiede zu *Heterocypris incongruens* sind so augenfällig, daß *H. steinheimensis* nicht als Unterart dieser Art gelten kann. Einige dieser Abweichungen sind in Tab. 13 zusammengestellt. Allein der Vergleich der h/l-Meßwerte beider Arten (Abb. 13) zeigt sehr deutliche Unterschiede. Den Meßwerten von *H. incongruens* liegt Klap-

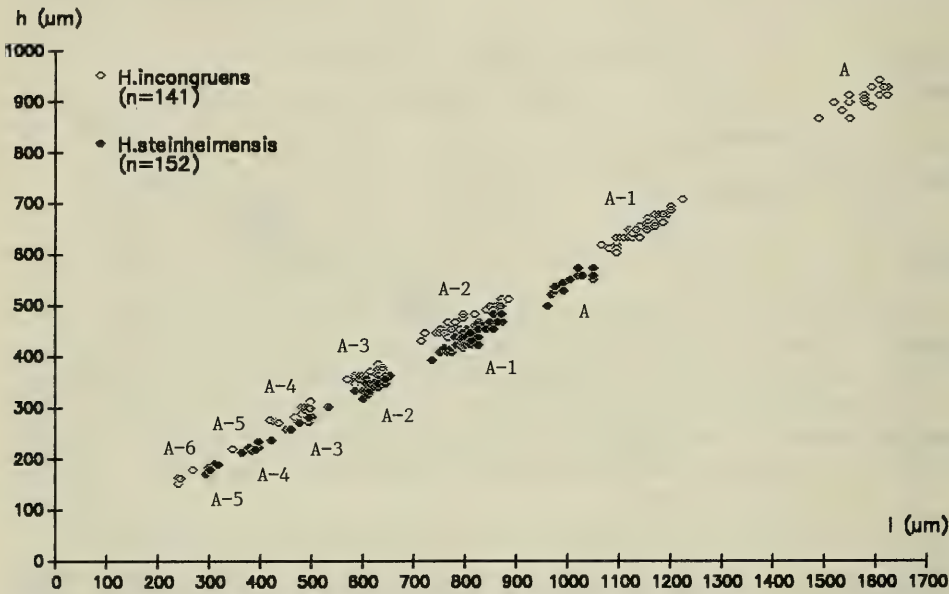


Abb. 13. Vergleich der h/l-Diagramme von *Heterocypris incongruens* (rezent, Stadtfriedhof Tübingen) und *Heterocypris steinheimensis* ($\triangle$ Abb. 12); es wurden jeweils rechte und linke Klappen einbezogen, die aber nicht durch gesonderte Symbole dargestellt sind.

Tab. 12. Meßwerte von *Heterocypris incongruens*; rezent (Stadtfriedhof Tübingen).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-6:	L	(2)	240 / 240	(240)	158 / 161	(160)	0,658 / 0,671	(0,665)
	R	(3)	240- 268	(251)	150-177	(162)	0,625-0,660	(0,646)
A-5:	L	(1)	345	—	218	—	0,632	—
A-4:	L	(6)	427- 497	(480)	271-311	(297)	0,606-0,626	(0,619)
	R	(10)	418- 497	(470)	268-300	(287)	0,594-0,656	(0,611)
A-3:	L	(8)	585- 630	(599)	345-383	(359)	0,590-0,608	(0,600)
	R	(15)	570- 638	(606)	345-375	(363)	0,582-0,619	(0,599)
A-2:	L	(20)	720- 885	(805)	443-510	(473)	0,569-0,615	(0,589)
	R	(12)	713- 870	(796)	428-495	(463)	0,569-0,600	(0,582)
A-1:	L	(20)	1065-1223	(1147)	608-705	(653)	0,562-0,578	(0,570)
	R	(22)	1080-1185	(1141)	600-675	(644)	0,548-0,577	(0,564)
A:	L	(11)	1533-1622	(1576)	863-923	(891)	0,557-0,576	(0,565)
	R	(11)	1488-1615	(1552)	863-937	(899)	0,571-0,588	(0,579)

Tab. 13. Vergleich von *Heterocypris steinheimensis* mit *Heterocypris incongruens*.

	<i>H. incongruens</i>	<i>H. steinheimensis</i>
Länge (µm):	1500–1600	960–1050
h/l-Verhältnis:	R>L	L>R
Lage von $h_{\max}$:	hinter 1/2 l (L: 0,53 l, R: 0,54 l)	vor 1/2 l (L: 0,45 l, R: 0,47 l)
Lage des zentralen Schließmuskelfeldes:	vor $h_{\max}$.	bei $h_{\max}$.
Form der frontalen Muskelnarbe:	langgezogen (Abb. 4i)	rund (Abb. 4h)
Verlauf des Ventralrandes:	R und L: $\pm$ gerade	R: deutlich konkav L: schwach konkav
Randständige Porenkanäle bei L:	kaum sichtbar	deutlich ausgeprägt
Schalenoberfläche:	glatt	retikuliert
Gehäuseform in Dorsalansicht:	allmähliche Verjüngung zum Vorderende, Hinterende gerundet	Vorder- und Hinterende schnabelartig zulaufend

penmaterial einer rezenten Population (Stadtfriedhof Tübingen, Brunnentrog, Mai 1989) zugrunde. In Tab. 12 sind die dazugehörigen Meßwerte zusammengestellt.

Von den Arten *Heterocypris francofurti* (LIENENKLAUS 1905), *Heterocypris parva* (LIENENKLAUS 1905) und *Heterocypris pechelbronensis* (STCHEPINSKY 1960) unterscheidet sich *H. steinheimensis* durch einen steiler nach vorn abfallenden Dorsalrand und die Lage des zentralen Schließmuskelfeldes unmittelbar im Bereich der maximalen Höhe. Formen aus den mittleren *sulcatus*- bis mittleren *trochiformis*-Schichten weisen als weitere Unterschiede eine breitere Innenlamelle und Verwachsungszone, eine deutlichere Einbuchtung des Ventralrandes, schwach ausgeprägte oder fehlende Höckerreihen am unteren Vorder- und Hinterrand sowie das in Dorsalansicht schnabelartige Auslaufen des Vorder- und Hinterendes auf. *H. steinheimensis*-Exemplare der tieferen *Gyraulus*-Schichten weisen zudem eine geringere Breite als die o. g. Arten auf.

Heterocypris sp. 1

Taf. 9, Fig. 5, 6

Von *Heterocypris* sp. 1 wurden insgesamt nur die beiden abgebildeten Klappen gefunden.

Meßwerte:

Untere steinheimensis-Schichten (B29.2), R: $l = 1095 \mu\text{m}$, $h = 623 \mu\text{m}$, $h/l = 0,57$.

Untere *sulcatus*-Schichten (SF17), L: $l = 1065 \mu\text{m}$, $h = 615 \mu\text{m}$, $h/l = 0,58$.

R weist sehr kräftig ausgeprägte Höckerreihen am Vorderrand und unteren Hinterrand auf. Hinsichtlich Größe und Form besteht eine gute Übereinstimmung mit der von STRAUB (1952: 493) aufgeführten *Cyprinotus* sp. inc. b aus den Sylvana-Schichten der OSM. Da die STRAUBSchen Belege ausschließlich mäßig erhaltene

Gehäuse sind und auch die hier gefundenen Klappen aufgrund ihrer Erhaltung keine weiteren Strukturdetails erkennen lassen, wird von einer Neubeschreibung abgesehen.

Heterocypris (?) sp. 2

Taf. 9, Fig. 7

In den oberen *oxystoma*-Schichten (K6, K7) wurden zwei L gefunden, die aufgrund ihrer Ähnlichkeit mit der von STRAUB (1952: 492) aufgeführten *Cyprinotus* sp. inc. a aus den Kirchberger und Sylvana-Schichten der Gattung *Heterocypris* zugeordnet werden. *Heterocypris* (?) sp. 2 hat einen etwas steiler nach hinten abfallenden Dorsalrand und deutlicher ausgeprägte flächenständige Porenkanäle. In der Größe besteht Übereinstimmung.

Meßwerte:

Obere *oxystoma*-Schichten (K6), L: l = 726 µm, h = 402 µm, h/l = 0,55.

Unterfamilie Eucypridinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Moenocypris* TRIEBEL 1959

Typus-Art: *Moenocypris francofurtana* TRIEBEL 1959.

Moenocypris (?) sp.

Abb. 14

In Probe SF7 (untere *sulcatus*-Schichten) wurde ein Bruchstück einer linken Klappe gefunden, das die zentralen Schließmuskelnarben und einen Teil des Ventralrandes umfaßt (Abb. 14a). Aufgrund der Größe des Bruchstücks und insbesondere

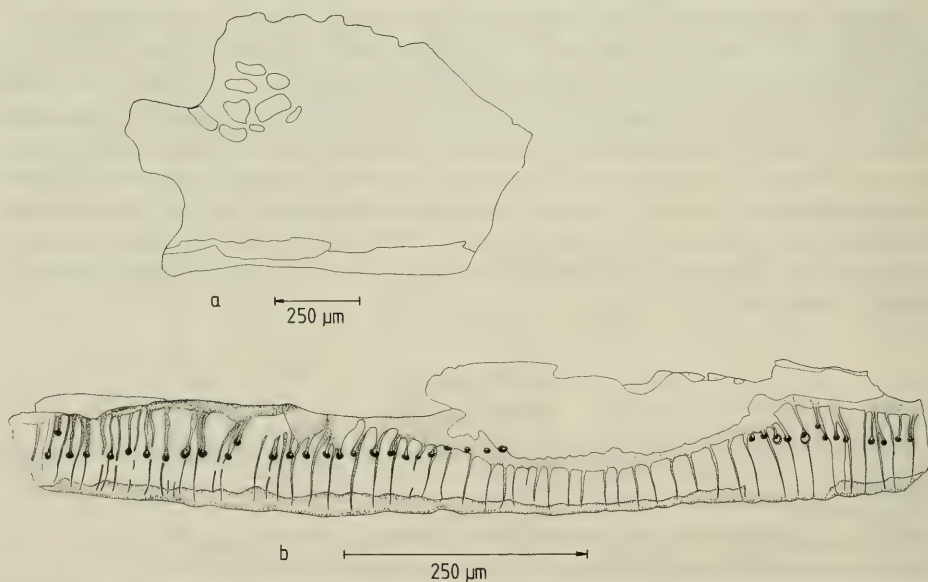


Abb. 14. *Moenocypris* (?) sp.; a: Skizze des bislang einzigen Bruchstücks einer linken Klappe (Außenansicht) der Probe SF7 (*sulcatus*-Schichten), b: Ventralrand des Bruchstücks (Innenansicht, im Durchlicht) mit marginalen und submarginalen Porenkanälen.

der randständigen Porenkanäle des Ventralrandes könnte es sich um einen Teil einer Klappe der Gattung *Moenocypris* handeln.

Der für die Gattung charakteristische, inselartig isolierte, rundliche Fleck zwischen Verwachsungslinie und Innenrand des Ventralrandes der linken Klappe ist nicht erkennbar, was aber mit der schlechten Erhaltung dieses Ventralrandbereiches zusammenhängen kann. Dagegen sind sehr deutlich marginale und submarginale Porenkanäle zu erkennen (Abb. 14b).

Familie Cypridopsidae KAUFMANN 1900
Unterfamilie Cypridopsinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Potamocypris* BRADY 1870

Typus-Art: *Bairdia fulva* BRADY 1868.

Potamocypris gracilis (SIEBER 1905)

Taf. 10, Fig. 1–6, Tab. 14

*1905 *Cypridopsis gracilis* n. sp. — SIEBER: 339, Textfig. 10, Taf. 9, Fig. 5–11.

1963 *Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905). — VAN MORKHOVEN: Vol. 2, p. 51.

1964 *Cypridopsis gracilis* SIEBER 1905. — KHEIL: 37, Taf. 3, Abb. 1, 2, Taf. 4, Abb. 3.

1965 *Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905). — LUTZ: 304, Abb. 22.

1969 *Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905). — CARBONNEL: Vol. 1, p. 59, pl. 2, fig. 10, 11.

v ?1977 *Potamocypris* sp. — DEHM et al.: 99, Tab. 1.

Neotypus: 1 L, *steinheimensis*-Schichten (B29, 2), Taf. 10, Fig. 1; SMNS 25440/1.

Meßwerte: l = 527 µm, h = 293 µm, h/l = 0,56.

Schalen von *P. gracilis* wurden mit Ausnahme der *revertens*-Schichten durchgehend in allen anderen *Gyraulus*-Schichten gefunden. Hinsichtlich ihrer Häufigkeit

Tab. 14. Meßwerte von *Potamocypris gracilis*.

	n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
<i>steinheimensis</i> -Schichten (B31, 8, B29, 2)							
A: L	(11)	476–534	(505)	250–293	(271)	0,524–0,556	(0,537)
R	(11)	439–488	(470)	250–274	(264)	0,543–0,573	(0,561)
untere <i>sulcatus</i> -Schichten (SF7)							
A: L	(5)	488–549	(512)	268–293	(282)	0,517–0,567	(0,552)
R	(5)	494–530	(513)	293–305	(303)	0,575–0,596	(0,590)
untere <i>trochiformis</i> -Schichten (S19)							
A: L	(5)	500–549	(527)	268–293	(282)	0,528–0,547	(0,536)
R	(5)	488–546	(516)	274–305	(295)	0,559–0,590	(0,571)
mittlere <i>oxystoma</i> -Schichten (Ph11)							
A: L	(5)	494–561	(526)	293–305	(307)	0,566–0,593	(0,583)
R	(5)	512–555	(530)	311–338	(320)	0,593–0,616	(0,604)
obere <i>oxystoma</i> -Schichten (K6)							
A: L	(5)	537–579	(569)	293–335	(315)	0,543–0,582	(0,554)
R	(5)	543–552	(547)	317–326	(322)	0,585–0,594	(0,589)

ist die Art in den Proben der *kleini*- und *steinheimensis*-Schichten als „vereinzelt“ und „zahlreich“ einzustufen. In den *tenuis*-, *sulcatus*- und *trochiformis*-Schichten kommt sie zwar auch in nahezu jeder Probe vor, ist hier aber nur als „selten“ bis „vereinzelt“ zu klassifizieren. Am zahlreichsten ist sie in den *oxystoma*-Schichten vorhanden, wo sie meist die Kategorien „zahlreich“ und „häufig“ einnimmt. Schließlich wurden einige ihrer Klappen in der obersten Probe der *supremus*-Schichten (K24) gefunden.

Auch *P. gracilis* weist im Profilverlauf eine Veränderung in Größe und Form auf. Vergleicht man Klappen der *steinheimensis*-Schichten mit denen der oberen *oxystoma*-Schichten, zeigt sich einerseits eine Größenzunahme, andererseits aber auch eine Zunahme des h/l-Wertes (Tab. 14). Die Klappen aus den *oxystoma*-Schichten sind hochrückiger. In der Schalenform kommt dies bei L durch einen stärker gekrümmten Dorsalrand zum Ausdruck, dessen nach hinten abfallender Teil ohne Winkel in den Hinterrand übergeht, während bei L aus den *steinheimensis*-Schichten ein stumpfer Winkel diesen Übergang markiert (vgl. Taf. 10, Fig. 1, 2 und Fig. 4, 5). Die in Tab. 14 aufgelisteten Meßwerte aus Proben verschiedener *Gyraulus*-Schichten deuten den Veränderungstrend an. Sie reichen aber für eine weitergehende Beurteilung der Veränderung im Profilverlauf nicht aus. Hierzu müßten weitere Meßwerte erhoben werden.

Bemerkungen zur Systematik

Die Zugehörigkeit der Art zur Gattung *Potamocypris* ist aufgrund charakteristischer Schalenmerkmale, die MEISCH (1984: 7) anführt und die mir Herr Dr. Meisch freundlicherweise auch im speziellen begutachtete, zweifelsfrei. Diese Merkmale sind im einzelnen:

- R umgreift L ventral,
- L weist vorn und hinten eine deutliche Außenleiste („flange“) auf, d. h. der Außenrand ist über den Saum hinaus verlängert,
- bei R steht der Saum peripher.

P. gracilis gilt bislang als die älteste bekannte Art dieser Gattung (VAN MORKHOVEN 1963: 51). Außer im Steinheimer Becken wurde sie noch in der Mydlovary-Schichtenfolge des südböhmischen Třeboň-Beckens (KHEIL 1964) und im Obermiozän des Bassin Sud du Lubéron: Cucuron-Gabaru (CARBONNEL 1969) nachgewiesen. CARBONNEL weist dabei auf Unterschiede gegenüber den Steinheimer Exemplaren hin, die in einer stärkeren konkaven Einbuchtung des Ventralrandes von L und einer stärkeren Biegung des Dorsalrandes von R bestehen.

Auch bei der im Nördlinger Ries gefundenen *Potamocypris* sp. (DEHM et al. 1977: 99) handelt es sich möglicherweise um *Potamocypris gracilis*. Leider umfaßt das Belegmaterial hauptsächlich Gehäuse, und die einzige vorhandene L erlaubte aufgrund der weitgehend weggebrochenen vorderen und hinteren Innenlamelle keine eindeutige Zuordnung.

Überfamilie Cytheracea BAIRD 1850
 Familie Limnocytheridae KLIE 1938
 Unterfamilie Limnocytherinae KLIE 1938
 Gattung *Leucocythere* KAUFMANN 1892

Typus-Art: *Leucocythere mirabilis* KAUFMANN 1892.

Leucocythere immigrata n. sp.

Taf. 11, Fig. 1–7, Taf. 12, Fig. 1–5, Taf. 13, Fig. 1, 2, Abb. 15, 18, 19, Tab. 15, 18

Derivatio nominis: vom lat. immigrare = einwandern; die in den Steinheimer See eingewanderte *Leucocythere*-Art.

Holotypus: 1 L♀, Taf. 11, Fig. 3; SMNS 25441/1.

Locus typicus: Steinheimer Becken.

Stratum typicum: Mittelmiozän; *steinheimensis*-Schichten (B28, 75).

Meßwerte: l = 630 µm, h = 360 µm, h/l = 0,57.

Diagnose

Eine schwach retikulierte *Leucocythere*-Art mit deutlich ausgeprägtem Geschlechtsdimorphismus, wobei die ♂♂ deutlich länger sind als die ♀♀, aber eine vergleichbare maximale Höhe aufweisen, so daß das h/l-Verhältnis bei den ♂♂ ca. 0,5 und bei den ♀♀ deutlich > 0,5 ist.

Das Schloß entspricht dem antimerodonten Typ; L besitzt zwei terminale Zahngruben und eine dazwischen verlaufende Schloßleiste, die deutlich gezähnt ist; R weist zwei terminale Schloßzähne und eine dazwischen verlaufende Schloßrinne auf. Der hintere Schloßzahn ist stärker ausgebildet als der vordere.

Der Ventralrand ist deutlich eingebuchtet, so daß sein am weitesten nach innen eingebogener Bereich in lateraler Außenaufsicht nicht sichtbar ist.

Beschreibung

L♀. – 1. Der Vorderrand ist breiter gerundet als der Hinterrand, und der Dorsalrand fällt in bezug zum Ventralrand nach hinten ab („pädomorphe Gestalt“).

2. Der Ventralrand ist deutlich eingebuchtet. In lateraler Außenaufsicht überdeckt die laterale Klappenwölbung den am weitesten nach innen eingebogenen Bereich des Ventralrandes.

3. Die maximale Breite befindet sich unmittelbar im Bereich vor, unter und hinter der 4er-Reihe der Muskelnarben des zentralen Schließmuskels, die das untere Ende des hintersten Sulcus markiert. Bei Durchlicht betrachtet, zeichnet sich bei Einstellung der Schärfenebene auf den Bereich der maximalen Breite in Außenansicht eine U-förmige Fläche um das Ende des Sulcus ab.

4. Die maximale Höhe liegt im Bereich der vorderen Schloßzahngrube.

5. Die randständigen Porenkanäle sind gerade und unverzweigt. Sowohl im Bereich Vorderrand bis zur Einbuchtung des Ventralrandes als auch im Bereich Hinterrand bis zur Einbuchtung des Ventralrandes sind jeweils ca. 15 Porenkanäle vorhanden. Sie stehen an den Übergängen zum Ventralrand am dichtesten.

6. Das Schloß besteht aus zwei terminalen Zahngruben und einer dazwischen verlaufenden Schloßleiste, die deutlich gezähnt ist. Die Schloßleiste weist ca. 30 Zähnen auf, wobei die im hinteren Teil der Leiste am deutlichsten und die auf der Höhe

des sich in die Schließmuskelnarben fortsetzenden Sulcus am schwächsten ausgeprägt sind.

7. Die Schloßleiste ist, betrachtet man den lateralen Klappenumriß, gegenüber den terminalen Zahngruben eingesenkt, d. h. die terminalen Zahngruben heben sich als „Öhrchen“ ab.

R ♀. — Die bei L ♀ unter den Punkten 1–3 und 5 angeführten Merkmale gelten auch für R ♀. Die Unterschiede gegenüber L ♀ hängen mit den zu L komplementären Schloßstrukturen zusammen. R ♀ ist gedrungener als L ♀, was auch in einem

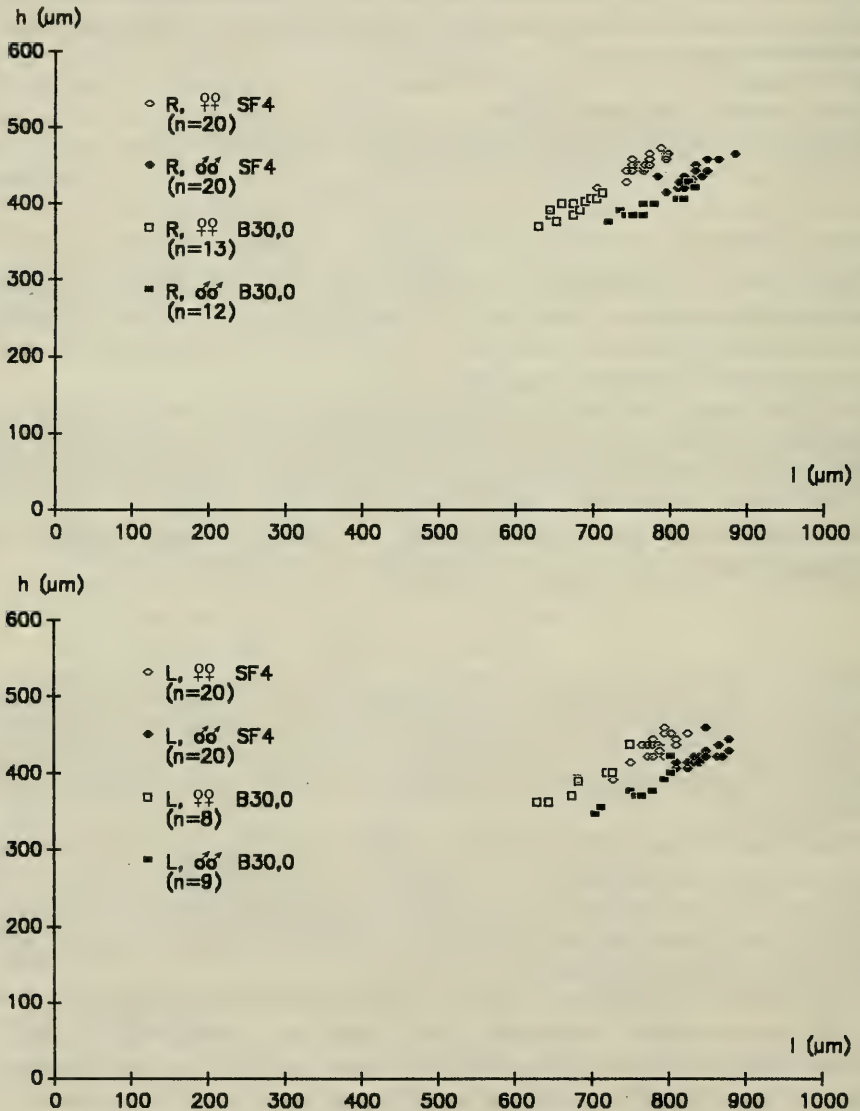


Abb. 15. *Leucocythere immigrata* n. sp.; h/l-Diagramm weiblicher und männlicher Klappen der Proben B30,0 (*steinheimensis*-Schichten) und SF4 (*sulcatus*-Schichten); oben: rechte, unten: linke Klappen; der Geschlechtsdimorphismus drückt sich in der unterschiedlichen Klappenlänge aus.

Tab. 15. Meßwerte von *Leucocythere immigrata* n. sp.

	n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
<i>steinheimensis</i> -Schichten (B30, 0 bis B25, 1)							
A♂♂: L	(9)	705–803	(764)	345–420	(377)	0,481–0,523	(0,493)
R	(12)	720–833	(775)	375–428	(396)	0,495–0,531	(0,512)
A♀♀: L	(8)	630–750	(689)	360–435	(387)	0,545–0,580	(0,562)
R	(13)	630–713	(675)	368–413	(393)	0,567–0,605	(0,583)
<i>sulcatus</i> -Schichten (SF4)							
A♂♂: L	(20)	795–878	(842)	390–458	(420)	0,483–0,540	(0,499)
R	(20)	773–885	(826)	398–465	(435)	0,513–0,556	(0,526)
A♀♀: L	(20)	728–825	(784)	390–458	(433)	0,528–0,576	(0,552)
R	(20)	705–795	(766)	420–473	(451)	0,576–0,611	(0,589)

höheren h/l-Wert zum Ausdruck kommt. Das Schloß besteht aus zwei terminalen Schloßzähnen und einer dazwischen verlaufenden Schloßrinne, die von einer vom Dorsalrand ausgehenden, nach innen gerichteten Blende lateral überdacht wird. Diese Blende ist am Hinterende der Schloßrinne breiter ausgebildet als an deren Vorderende. Im Durchlicht zeichnen sich, von außen betrachtet, im vorderen Schloßrinneanteil als Gegenstück zu den Zähnnchen der Schloßleiste von L ♀ Grübchen ab. Der vordere Schloßzahn ist schwächer ausgebildet als der hintere und weist eine schwach ausgeprägte Unterteilung auf. Der hintere Schloßzahn ist deutlich ausgebildet und 3-lappig. Die maximale Höhe liegt am Vorderende der Schloßrinne, also unmittelbar hinter dem vorderen Schloßzahn.

♂♂. – Die männlichen Klappen sind insgesamt deutlich länger als die weiblichen, und ihr hinter der Einbuchtung des Ventralrandes befindlicher Teil ist relativ länger als bei den ♀♀. Die maximale Höhe liegt bei L ebenfalls im Bereich der vorderen Schloßzahngrube und bei R unmittelbar hinter dem vorderen Schloßzahn. Das durchschnittliche h/l-Verhältnis beträgt 0,5 und ist wie bei den ♀♀ bei R höher als bei L. Der Dorsalrand verläuft im Unterschied zu den weiblichen Klappen horizontal oder nur sehr leicht nach hinten abfallend. Hinsichtlich der Einbuchtung des Ventralrandes, der maximalen Breite und den randständigen Porenkanälen gilt das für die ♀♀ Gesagte. Die Schloßstrukturen sind prinzipiell ähnlich wie bei den Weibchen ausgebildet. Die Zähnnchen der Schloßleiste von L sind jedoch meist wesentlich schwächer ausgeprägt und nur im hinteren Schloßleistenteil deutlich.

Gattungszugehörigkeit

Die Gattungszugehörigkeit dieser Art ist wegen der derzeit hinsichtlich schalenmorphologischer Merkmale noch unzureichend charakterisierten Gattungen der Unterfamilie Limnocytherinae recht problematisch. Da die beste Übereinstimmung mit der Gattung *Leucocythere*, wie sie kürzlich von DANIELOPOL et al. (1989) charakterisiert wurde, besteht, wurde die Art in diese Gattung gestellt. Die wesentlichen Kriterien dafür sind die „pädomorphe“ Gestalt der Weibchen, der nicht oder nur wenig konvexe ventrocaudale Rand der männlichen Klappen und die Schloßstrukturen mit einem deutlich ausgeprägten, 3-lappigen hinteren Schloßzahn und einem weniger ausgeprägten vorderen Schloßzahn bei R sowie einer deutlich krenulierten Schloßleiste bei L. In diesen Punkten entspricht die Art jeweils eher *Leucocythere* als *Limnocythere*.

Beziehungen

Gegenüber der Typus-Art der Gattung *Leucocythere*, *Leucocythere mirabilis* KAUFMANN 1892, ist *L. immigrata* in Größe und Form unterschieden. *L. immigrata* ist etwas kleiner als *L. mirabilis*, insbesondere ist aber die Längendifferenz zwischen ♂♂ und ♀♀ bei *L. immigrata* geringer als bei *L. mirabilis* (♂♂: $l = 0,83-0,93$ mm; ♀♀: $l = 0,68-0,76$ mm) (vgl. Tab. 15). Hinsichtlich der Form der L♀ weist *L. immigrata* vor allem einen deutlich tiefer eingebuchteten Ventralrand und einen weniger stark gekrümmten Hinterrand auf. Der Dorsalrand im Bereich der Schloßleiste ist bei *L. immigrata* im Gegensatz zu *L. mirabilis* im lateralen Umriss betrachtet gegenüber den terminalen Schloßzahngruben, die „Öhrchen“ bilden, eingesenkt. Die Schloßstrukturen sind bei *L. immigrata* insgesamt kräftiger ausgebildet.

Die gleichen Unterschiede gelten auch im Vergleich mit der *L. mirabilis* sehr nahe stehenden fossilen Art *Leucocythere baltica* (DIEBEL 1965).

Ein Vergleich mit *Leucocythere algeriensis* MARTENS 1990, die nach DANIELOPOL et al. (1989) eine ursprünglichere *Leucocythere*-Art darstellt, ist aufgrund fehlender Angaben zur Schalenmorphologie (Martens standen bei der Neubeschreibung nur entkalkte Schalen zur Verfügung) leider nicht möglich.

Zur näheren Verwandtschaft der genannten Arten, und damit ebenfalls in die Gattung *Leucocythere* zu stellen, gehört auch *L. acquensis* (CARBONNEL 1969). Mir freundlicherweise von Herrn Dr. G. Carbonnel zur Untersuchung überlassene Topotypen dieser Art (1 R♀, 1 L♀, 1 R♂) ließen trotz insgesamt schlechter Erhaltung Schloßstrukturen erkennen, die prinzipiell mit denen von *L. immigrata* übereinstimmen, allerdings schwächer ausgeprägt sind. L♀ von *L. acquensis* weist wie *L. immigrata* „Öhrchen“ der Schloßzahngruben auf, und auch im Verlauf des Hinterrandes und in den Größenverhältnissen gleichen die beiden Arten einander. Neben dem schwächer ausgebildeten Schloß fällt der bei *L. acquensis* weniger stark eingebogene Ventralrand als Unterschied zu *L. immigrata* auf. Obwohl der schlechte Erhaltungszustand der untersuchten *L. acquensis*-Exemplare einen weitergehenden Vergleich nicht ermöglichte, kann festgestellt werden, daß diese Art *L. immigrata* ähnlich ist.

Reichweite und Veränderung im Profil

L. immigrata ist von den *kleini*- bis in die unteren *sulcatus*-Schichten hinein vorhanden. Die ersten ganzen Schalen wurden in den unteren *steinheimensis*-Schichten gefunden, wo die Art als „vereinzelt“ bis „zahlreich“ klassifiziert werden kann. In den Proben der mittleren bis oberen *steinheimensis*-Schichten sowie der *tenuis*-Schichten ist sie „selten“ bis „vereinzelt“ und in den unteren *sulcatus*-Schichten wieder meist „vereinzelt“ bis „zahlreich“ vorkommend. In Probe SF4 ist sie sogar in die Kategorie „häufig“ zu stellen.

Mit Beginn der *sulcatus*-Schichten ist eine Veränderung der Gehäuse feststellbar, die beim Vergleich von Klappen aus den *steinheimensis*-Schichten mit Klappen aus Probe SF4 deutlich zum Ausdruck kommt (vgl. Taf. 11, Fig. 1–7, Taf. 12, Fig. 1 mit Taf. 12, Fig. 2–5, Taf. 13, Fig. 1, 2). Es zeichnet sich eine stärkere Ausgestaltung des Schloßbereiches und der lateralen Ausbuchtung unterhalb der 4er-Reihe des zentralen Schließmuskelfeldes ab. Insgesamt sind die Klappen dieser Probe sehr vielgestaltig, manche kaum retikuliert, manche mit stark verändertem Umriss, die männlichen Klappen in der hinteren Klappenhälfte oft stark erhöht.

Der Vergleich der Meßwerte zeigt eine beachtliche Größenzunahme der Klappen aus den unteren *sulcatus*-Schichten gegenüber den Exemplaren der *steinheimensis*-Schichten (Tab. 15 und Abb. 15). Bei beiden drückt sich der Geschlechtsdimorphismus bei den Meßwerten in einer deutlichen Längendifferenz aus, während die Höhendifferenz unwesentlich ist. Die h/l-Werte der Exemplare aus SF4 weichen nur wenig von denen aus den *steinheimensis*-Schichten ab (Tab. 15).

Leucocythere esphigmena (SIEBER 1905)

Taf. 13, Fig. 3–6, Taf. 14, Fig. 1–8, Taf. 15, Fig. 1–4, Abb. 16, 18, 19, Tab. 16, 18

* 1905 *Limnocythere esphigmena* n. sp. — SIEBER: 343, Textfig. 13, Taf. 9, Fig. 12–17.

1965 *Limnocythere esphigmena* SIEBER 1905. — LUTZ: 307, Abb. 24.

partim 1990 *Cladarocythere esphigmena*. — DANIELOPOL et al.: 27–53, Fig. 3A–D, H–P, non Fig. 3E–G, R, S.

Neotypus: 1 L♀, *trochiformis*-Schichten (S35), Taf. 13, Fig. 5; SMNS 25442/1.

Meßwerte: l = 790 µm, h = 450 µm, h/l = 0,57.

L. esphigmena gehört zu den häufigen Arten des Steinheimer Beckens. Sie ist von den oberen *sulcatus*- bis in die *supremus*-Schichten vorhanden. Während sie in den *sulcatus*-Schichten meist den Häufigkeitskategorien „vereinzelt“ und „zahlreich“ angehört, ist sie mit Beginn der *trochiformis*-Schichten bis in die mittleren *oxystoma*-Schichten „häufig“ vorhanden. In der obersten Probe der *trochiformis*-Schichten (S35) ist *L. esphigmena* sogar die dominante Art. Von den mittleren *oxystoma*- bis in die *supremus*-Schichten nimmt sie vorwiegend die Kategorie „zahlreich“ ein.

Im Profilverlauf weist *L. esphigmena* deutliche Veränderungen hinsichtlich der Größe und Form der Schalen auf (s. u.). Ihre der SIEBERSchen Beschreibung am besten entsprechende Ausprägung weist die Art in den *trochiformis*- und unteren *oxystoma*-Schichten auf, also im Bereich ihres zahlreichsten Auftretens. Eine nähere Charakterisierung der Art wird anhand von Klappen dieses Bereichs (S26) vorgenommen.

Es ist ein Geschlechtsdimorphismus ausgeprägt, und es sind jeweils L und R sehr verschieden. In den beiden h/l-Diagrammen können die Stadien A-6 bis A mehr oder weniger zuverlässig abgegrenzt werden (Abb. 16). Während bei den in Tab. 16 zusammengefaßten Meßwerten bei den Larvenstadien A-6 bis A-1 keine markanten Längenunterschiede zwischen L und R zu erkennen sind, sind bei A jeweils die L deutlich länger als die R. Bei der Höhe gilt für alle Stadien $R > L$. Im h/l-Wert kommt die gedrungene Form von R durch einen gegenüber L jeweils höheren Wert deutlich zum Ausdruck. Im unterschiedlichen h/l-Wert, der bei den männlichen Klappen jeweils niedriger ist als bei den weiblichen, und vor allem im Höhenunterschied zeigt sich bei den Meßwerten und den h/l-Diagrammen auch der Geschlechtsdimorphismus.

Anmerkungen und Ergänzungen zur SIEBERSchen Beschreibung

Die Schalen sind kräftig retikuliert. Auch der Bereich der Verwachsungszone ist retikuliert, läßt aber bei Durchlichtbetrachtung unverzweigte randständige Porenkanäle erkennen.

Der Dorsalrand ist kurz hinter der Einsenkung des tiefen Sulcus, der in der 4er-Reihe des zentralen Schließmuskelfeldes endet, eingebuchtet.

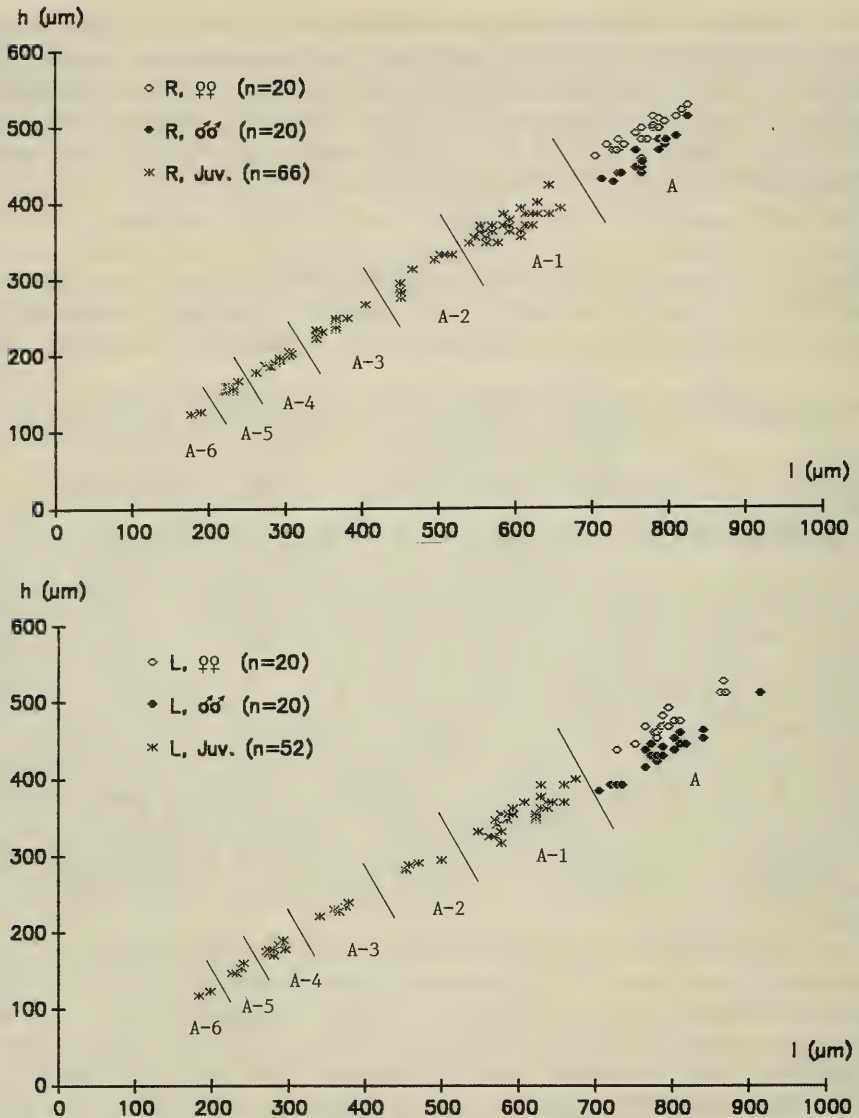


Abb. 16. *Leucocythere esphigmena*; h/l-Diagramm weiblicher, männlicher und juveniler Klappen der Probe S26 (*trochiformis*-Schichten); oben: rechte, unten: linke Klappen; der Geschlechtsdimorphismus drückt sich in der unterschiedlichen Klappenhöhe aus; die Abgrenzung der Ontogeniestadien A-6 bis A ist nicht zweifelsfrei.

Bei den männlichen Klappen ist der hinter der Dorsaleinbuchtung gelegene Klappenteil länger ausgezogen als bei den weiblichen, die Dorsaleinbuchtung liegt also vor der halben Länge. Ein sehr gutes Unterscheidungsmerkmal stellt die bei männlichen Klappen im hinteren Teil vorhandene laterale Ausbuchtung dar, die auf einen großen Kopulationsapparat zurückzuführen sein dürfte.

Zwischen dem unteren Ende des tiefen Sulcus und der Einbuchtung des Ventralrandes verläuft eine gekielte Lateralausbuchtung, die sich nach hinten bis in den

Tab. 16. Meßwerte von *Leucocythere esphigmena*; *trochiformis*-Schichten (S26).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-6:	L	(2)	183 / 198	(191)	116 / 122	(119)	0,616 / 0,634	(0,625)
	R	(2)	177 / 189	(183)	122 / 125	(124)	0,689 / 0,661	(0,675)
A-5:	L	(4)	226–241	(234)	146–159	(151)	0,629–0,660	(0,644)
	R	(7)	220–238	(228)	152–165	(156)	0,655–0,713	(0,687)
A-4:	L	(9)	271–296	(283)	168–189	(178)	0,598–0,646	(0,628)
	R	(10)	262–308	(289)	177–204	(191)	0,649–0,679	(0,662)
A-3:	L	(5)	341–378	(364)	220–238	(229)	0,619–0,645	(0,629)
	R	(10)	341–405	(362)	220–265	(238)	0,634–0,680	(0,657)
A-2:	L	(5)	451–500	(466)	280–293	(286)	0,586–0,628	(0,614)
	R	(9)	450–518	(477)	274–330	(306)	0,608–0,667	(0,641)
A-1:	L	(27)	548–675	(606)	315–398	(354)	0,545–0,619	(0,584)
	R	(28)	540–660	(594)	345–420	(370)	0,581–0,663	(0,623)
A♂♂:	L	(20)	705–915	(787)	383–510	(432)	0,531–0,573	(0,549)
	R	(20)	713–825	(768)	424–510	(456)	0,569–0,613	(0,594)
A♀♀:	L	(20)	728–870	(792)	435–525	(470)	0,570–0,613	(0,593)
	R	(20)	705–825	(766)	458–525	(489)	0,621–0,657	(0,639)

Bereich der maximalen hinteren Klappenhöhe erstreckt und leicht postero-dorsad gebogen ist. Sie stellt den Bereich der größten Klappenbreite dar.

Das Schloß entspricht dem antimerodonten Typ. Bei L besteht es aus zwei terminalen Zahngruben und einer dazwischen verlaufenden, von den Gruben durch kleine Einkerbungen abgehobenen Zähnnchenreihe. Im Bereich der konvex verlaufenden Dorsalrandabschnitte sind die Zähnnchen kräftiger ausgebildet als im Bereich der Einbuchtung. Bei L♂ liegen 19 Zähnnchen von insgesamt 43 im vorderen Klappenbereich (vor der tiefsten Stelle der Einbuchtung), bei L♀ 25 von insgesamt 48.

In der Außenansicht ist der Schloßbereich von L weniger deutlich abgehoben als bei R. Gut erkennbar sind aber die Einkerbungen zwischen der Zähnnchenreihe und den beiden Zahngruben, welche von außen betrachtet schwach blasenartige Auftreibungen („Öhrchen“) darstellen.

Der zu L komplementäre Schloßteil bei R ist so kräftig ausgebildet, daß er sich auch in der Außenansicht deutlich abhebt. Er ist nach außen leicht gewölbt, so daß die Grenze zwischen Schloß und übriger Klappe in einer rinnenartigen Vertiefung verläuft. Zudem fehlt im Schloßbereich die Retikulation.

Die Innenansicht zeigt, daß im Schloßbereich eine kräftig ausgebildete, vom Dorsalrand ausgehende und nach innen umgeschlagene Blende vorhanden ist, die mehr oder weniger nahtlos in die beiden terminalen Schloßzähne übergeht, wobei nur der vordere Schloßzahn noch als eigenständige Einheit erkennbar bleibt. Die Schloßrinne wird von dieser Blende besonders im Bereich der beiden konvex verlaufenden Dorsalrandabschnitte seitlich weitgehend überdacht.

Veränderung im Profil

Da insgesamt reichlicher weibliche Klappen vorhanden waren als männliche, wurden die Veränderungen im Profilverlauf anhand dieser verfolgt (vgl. Abb. 19).

Von den *sulcatus*- bis in die *trochiformis*-Schichten findet eine allmähliche Längenzunahme statt (Abb. 19a). Dort, wo die Art ihre höchste Dichte erreicht, sind auch die längsten Klappen vorhanden. In den darauf folgenden *oxystoma*-Schichten sind sie wieder wesentlich kürzer. Eine weitere Längenreduktion findet von den oberen *oxystoma*- bis in die *revertens*-Schichten statt, wo die Klappen von *L. esphigmena* ihre geringsten Längen aufweisen. Klappen aus den unteren *supremus*-Schichten sind schließlich wieder etwas größer.

Der h/l -Wert (Abb. 19b) ist in den *trochiformis*-Schichten am höchsten, wodurch zum Ausdruck kommt, daß hier mit der Längenzunahme eine überproportionale Höhenzunahme einhergeht. In den *oxystoma*-Schichten nehmen die Werte dann kontinuierlich bis in die *revertens*-Schichten hinein ab. Zu den *supremus*-Schichten hin zeigt sich keine Änderung im h/l -Wert, so daß hier eine proportionale Größenzunahme stattfand.

Schließlich sei noch die Veränderung der h_h/h_v -Werte (Abb. 19c) angeführt, die in den *sulcatus*- und *trochiformis*-Schichten am höchsten sind, d. h. die Unterschiede zwischen der Höhe der vorderen und hinteren Klappenhälfte sind hier am geringsten. In den *oxystoma*- und *revertens*-Schichten sind die h_h/h_v -Werte wesentlich niedriger und in den *supremus*-Schichten wieder höher.

Mit der Größen- und Formveränderung der Klappen von *L. esphigmena* gehen auch Strukturveränderungen einher. Die für die Art als charakteristisches Merkmal angeführte gekielte Lateralausbuchtung ist bei den Klappen aus den *sulcatus*-Schichten nur als gerundete Ausbuchtung vorhanden. Der Kiel prägt sich erst in den *trochiformis*-Schichten aus. Von den unteren *oxystoma*-Schichten bis in die *revertens*-Schichten findet wieder eine zunehmende Abrundung der Lateralausbuchtung statt. Erst in den *supremus*-Schichten ist erneut ein deutlicher Kiel vorhanden.

Der gleiche Veränderungsablauf zeigt sich auch hinsichtlich der Ausprägungsstärke des Schloßrandes und der Dorsaleinbuchtung, so daß allgemein die extreme Merkmalsausprägung jeweils in den *trochiformis*-Schichten gegeben ist.

Überlegungen zur Phylogenie von *L. esphigmena*

Die Beschreibungen und Abbildungen von *L. esphigmena* von SIEBER (1905) und LUTZ (1965) weisen deutliche Diskrepanzen auf. Vor allem fehlt den von LUTZ beschriebenen und in Umrisskizzen dargestellten weiblichen Klappen die Dorsaleinbuchtung. Diese Diskrepanz wird leicht verständlich, wenn man die oben angeführten Veränderungen der Art im Profil heranzieht und davon ausgeht, daß SIEBER Material aus dem Bereich der *trochiformis*- bis *oxystoma*-Schichten, LUTZ aber Material aus den *sulcatus*-Schichten bearbeitet hat. Beide Autoren machen keine näheren Angaben über die Probenentnahmeschichten. Es läßt sich aber aufgrund des von beiden Autoren jeweils angeführten Arteninventars und den aus der vorliegenden Untersuchung hervorgehenden Reichweiten der Arten die o. g. Annahme sehr gut absichern (siehe Kap. 9.3.).

LUTZ (1965) beschrieb eine weitere Limnocytheride, *Limnocythere sieberi*, deren weibliche Klappen sie von denen von *L. esphigmena* nicht eindeutig unterschied. Während in den Schichten oberhalb der mittleren *sulcatus*-Schichten die beiden beschriebenen Limnocytheriden trotz ihrer Veränderung im Profil gut unterschieden werden konnten, stieß ich bei der Bearbeitung der Proben der unteren und mittleren *sulcatus*-Schichten auf das Problem, daß die dort gefundenen Exemplare weder der

einen noch der anderen Art eindeutig zugeordnet werden konnten. In ihrer Merkmalsausprägung stellen diese eher „Zwischenformen“ der beiden Arten dar. Bezüglich der h/l-Werte der weiblichen R zeigt sich dies in den Abbildungen 18 und 19b.

Dieser Befund legt nahe, daß hier die oben beschriebene Art *L. immigrata*, die ja in den unteren *sulcatus*-Schichten merkliche Veränderungen gegenüber den tieferen Schichten erfuhr, sich schließlich in die beiden Arten *L. esphigmena* und *L. sieberi* aufspaltete. *L. esphigmena* wie auch *L. sieberi* entstanden danach intralakustrisch im Steinheimer See. Diese Hypothese ist in den Tafeln 17 und 18 dargestellt.

Gattungszugehörigkeit

Vergleicht man typisch ausgeprägte *L. esphigmena*-Klappen der *trochiformis*-Schichten mit anderen Limnocytheriden, erscheinen vor allem die Gattungen *Dinarocythere* und *Cladarocythere* habituell sehr ähnlich. Hinsichtlich der Schloßstrukturen stimmt aber *L. esphigmena* mit keiner der beiden Gattungen überein. Während *Dinarocythere*-Arten ein amphidontes Schloß besitzen, sind bei *Cladarocythere*-Arten insbesondere die terminalen Schloßzähne von R anders gestaltet.

Aufgrund der dargelegten phylogenetischen Interpretation habe ich die Art in die Gattung *Leucocythere* gestellt, wenn sie auch aufgrund der starken morphologischen Veränderung im Profil gerade in ihrer typischen Ausprägung in den *trochiformis*-Schichten die Gattungsmerkmale im oben angeführten Sinne am wenigsten erfüllt.

Leucocythere sieberi (LUTZ 1965)

Taf. 15, Fig. 5, 6, Taf. 16, Fig. 1–6, Abb. 17–19, Tab. 17, 18

*1965 *Limnocythere sieberi* n. sp. – LUTZ: 308, Abb. 25, Taf. 13, Fig. 9, 10.

partim 1990 *Cladarocythere esphigmena*. – DANIELOPOL et al.: 27–53, Fig. 3E–G, R, S, non Fig. 3A–D, H, P.

L. sieberi ist weniger häufig vorhanden als *L. esphigmena*. Ihr erstes Auftreten im Profil entspricht dem von *L. esphigmena*, nämlich den mittleren bis oberen *sulcatus*-Schichten. In den oberen *sulcatus*-Schichten und die *trochiformis*-Schichten hindurch ist sie meist „vereinzelt“ bis „zahlreich“, in den unteren und mittleren *oxystoma*-Schichten „selten“ bis „vereinzelt“ und in den oberen *oxystoma*-Schichten nur noch „selten“ vorhanden. Schließlich enthielt eine Probe der *supremus*-Schichten (K20) einige schlecht erhaltene Klappen.

Eine nähere Charakterisierung der Art erfolgt anhand der Klappen aus Probe S26, aus der auch das zur Charakterisierung von *L. esphigmena* herangezogene Material stammt. Obwohl *L. sieberi* in dieser Probe „zahlreich“ vorhanden ist, ermöglicht das Material lediglich eine Abgrenzung der Stadien A-2 bis A (Abb. 17).

Auch bei *L. sieberi* sind L und R deutlich verschieden sowie ♀♀ und ♂♂ aufgrund eines Geschlechtsdimorphismus gut zu unterscheiden. Die Unterschiede zwischen L und R zeigen sich deutlich beim Vergleich der h/l-Werte (Tab. 17). Diese sind für R jeweils höher. Verglichen mit *L. esphigmena* sind die Unterschiede aber geringer. Der Geschlechtsdimorphismus drückt sich in der Höhe und im h/l-Verhältnis deutlich aus.

Anmerkungen und Ergänzungen zur LUTZschen Beschreibung

Für die männliche L, die als Holotypus der LUTZschen Beschreibung zugrunde liegt, gilt die aufgebogene Ecke am Übergang vom Dorsalrand in den Vorderrand als

charakteristisch. Es ist der Bereich der vorderen Schloßzahngrube. Hier befindet sich auch die maximale Klappenhöhe. Dies gilt auch für $L♀$.

Bei $R (♀ \text{ und } ♂)$ befindet sich die maximale Höhe unmittelbar hinter dem vorderen Schloßzahn, also am Vorderende der Schloßrinne. Bei $R♂$ kann die maximale Höhe auch im Bereich der hinteren Klappenhälfte liegen.

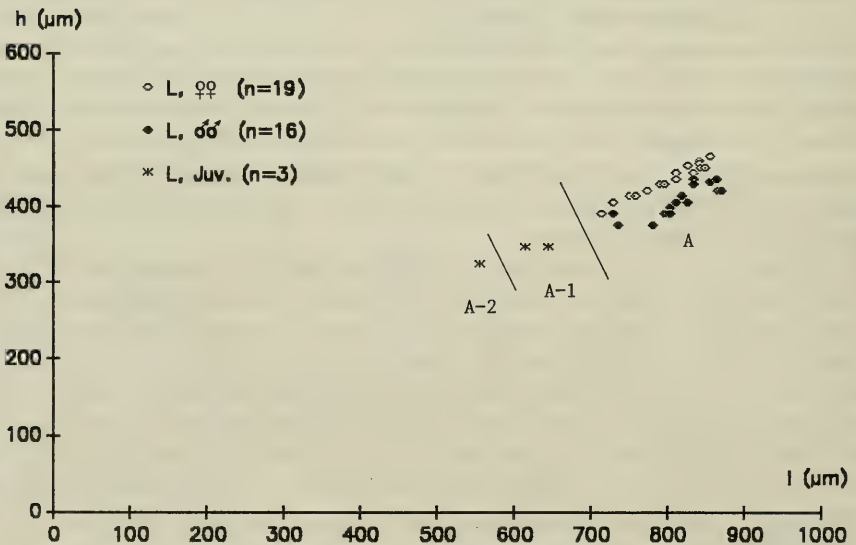
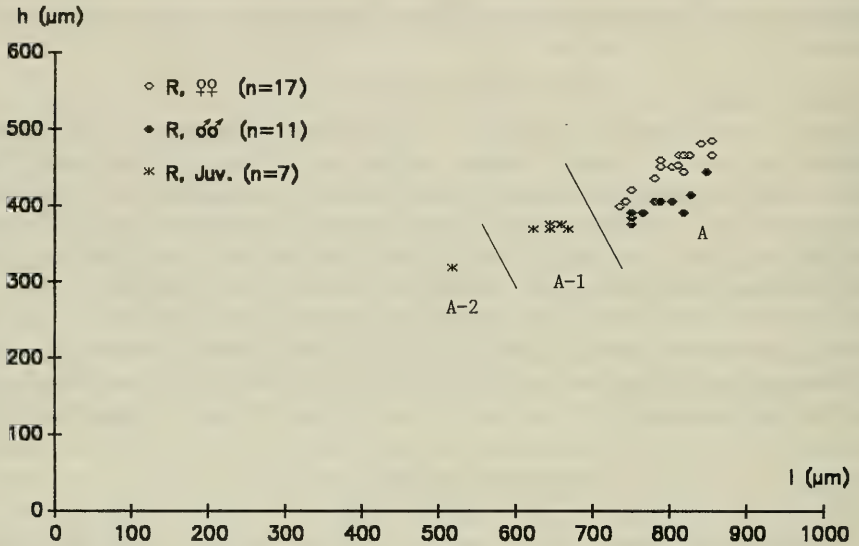


Abb. 17. *Leucocythere sieberi*; h/l-Diagramm weiblicher, männlicher und juveniler Klappen der Probe S26 (*trochiformis*-Schichten); oben: rechte, unten: linke Klappen; der Geschlechtsdimorphismus drückt sich in der unterschiedlichen Klappenhöhe aus; es wurden nur sehr wenige juvenile Klappen gefunden, die *L. sieberi* zugeordnet werden konnten.

Tab. 17. Meßwerte von *Leucocythere sieberi*; *trochiformis*-Schichten (S26).

		n	l (µm)	$\bar{x}$	h (µm)	$\bar{x}$	h/l	$\bar{x}$
A-2:	L	(1)	555	—	323	—	0,582	—
	R	(2)	518 / 518	(518)	315 / 317	(316)	0,608 / 0,612	(0,610)
A-1:	L	(2)	615 / 645	(630)	345 / 345	(345)	0,561 / 0,535	(0,548)
	R	(5)	623–668	(648)	368–375	(371)	0,551–0,591	(0,572)
A♂♂:	L	(16)	728–870	(817)	375–435	(408)	0,481–0,536	(0,500)
	R	(11)	750–848	(791)	375–443	(401)	0,477–0,520	(0,507)
A♀♀:	L	(19)	713–855	(800)	390–465	(434)	0,531–0,556	(0,543)
	R	(17)	735–855	(802)	398–484	(450)	0,541–0,581	(0,561)

Im Gegensatz zu LUTZ' Angabe ist bei den ♀♀ der Vorder- und Hinterteil der Klappe nicht fast gleich hoch, sondern es ist eine deutliche Neigung des Dorsalrandes nach hinten gegeben.

Dagegen ist der hintere Klappenteil bei den männlichen Klappen meist nur geringfügig niedriger als der vordere, bei R, wie bereits erwähnt, manchmal sogar höher.

Das Schloß entspricht dem antimerodonten Typ. L weist zwei terminale Zahngruben und eine dazwischen verlaufende Leiste auf, die schwach krenuliert ist. In der lateralen Umrissansicht ist die Leiste gegenüber den Zahngruben eingesenkt, die Zahngruben bilden „Öhrchen“. Bei L♂ verläuft die Schloßleiste zudem im Bereich der Sulci leicht konkav und im hinteren Teil leicht konvex.

Das Schloß von R besteht aus zwei terminalen Schloßzähnen und einer dazwischen verlaufenden Rinne. Der hintere Schloßzahn ist kräftiger ausgebildet als der vordere und 3-lappig. Die Schloßrinne ist von einer vom Dorsalrand ausgehenden, nach innen gebogenen Blende seitlich überdacht. Die Breite der Blende nimmt von vorn nach hinten zu. Sie ist aber wesentlich schwächer ausgeprägt als bei *L. esphigmena*.

Veränderung im Profil

Wie bei *L. esphigmena* wurden die weiblichen Klappen im Profilverlauf näher betrachtet (Abb. 19).

Von den oberen *sulcatus*-Schichten in die *trochiformis*-Schichten hinein findet eine Längenzunahme statt. Die längsten Exemplare sind im Grenzbereich *trochiformis-oxystoma*-Schichten vorhanden. In den *oxystoma*-Schichten sind die Klappen wieder kürzer, bleiben jedoch in ihren Werten über denen der oberen *sulcatus*-Schichten. Insgesamt sind die Längenunterschiede nicht so stark ausgeprägt wie bei *L. esphigmena* (Abb. 19a).

Dies gilt auch für das h/l-Verhältnis (Abb. 19b), das lediglich in den *oxystoma*-Schichten eine abnehmende Tendenz aufweist und ansonsten recht konstant bleibt. Die Veränderung der Klappenlänge geht in der Regel mit einer proportionalen Veränderung der Klappenhöhe einher.

Konstantere Verhältnisse als bei *L. esphigmena* zeigen schließlich auch die h_h/h_v -Werte (Abb. 19c).

Vergleich der besprochenen *Leucocythere*-Arten

Die Abgrenzung der im Steinheimer Becken vorkommenden *Leucocythere*-Arten ist in Tab. 18 dargestellt. *L. sieberi* gleicht eher *L. immigrata* als *L. esphigmene*. Sie ist aber wesentlich größer als *L. immigrata*, und während sich der Geschlechtsdimorphismus bei *L. immigrata* in einem Längenunterschied ausdrückt, ist es bei *L. sieberi* und *L. esphigmene* ein Höhenunterschied. Die ♀♀ von *L. immigrata* sind gedrungener (höherer h/l-Wert) als die von *L. sieberi*.

Vergleicht man die drei Arten hinsichtlich des h/l-Verhältnisses sowie der Ausprägung ihrer Schloßstrukturen, ergibt sich für *L. immigrata* jeweils eine Position zwischen *L. esphigmene* und *L. sieberi*, wobei sich *L. esphigmene* jeweils weiter von *L. immigrata* in die eine Richtung entfernt, als *L. sieberi* in die andere.

Die Interpretation dieses Befundes als intralakustrische Speziation wurde bei der Besprechung von *L. esphigmene* bereits gegeben. *L. immigrata* stellt danach die Stammart dar, aus der sich die beiden Schwesterarten *L. esphigmene* und *L. sieberi* ableiten.

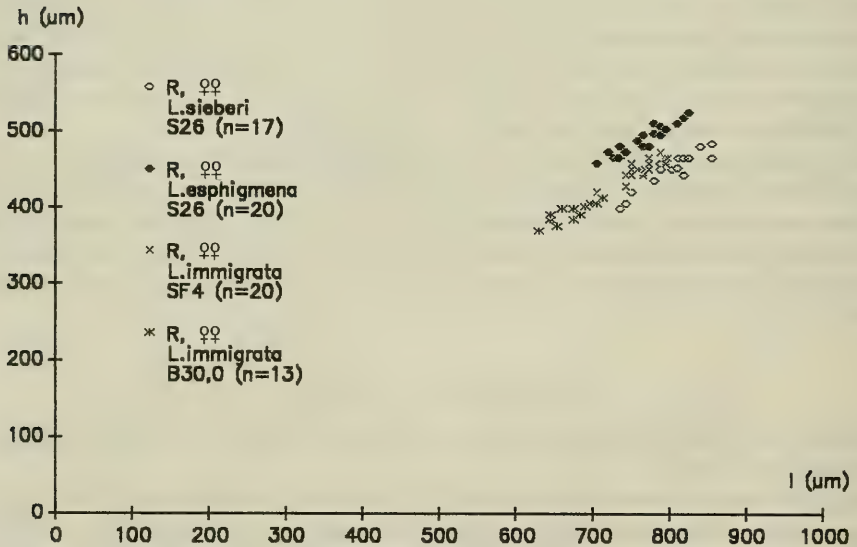


Abb. 18. Vergleich der rechten Klappen der Weibchen der *Leucocythere*-Arten im h/l-Diagramm; die h/l-Werte von *L. immigrata* liegen zwischen denen von *L. esphigmene* und *L. sieberi*.

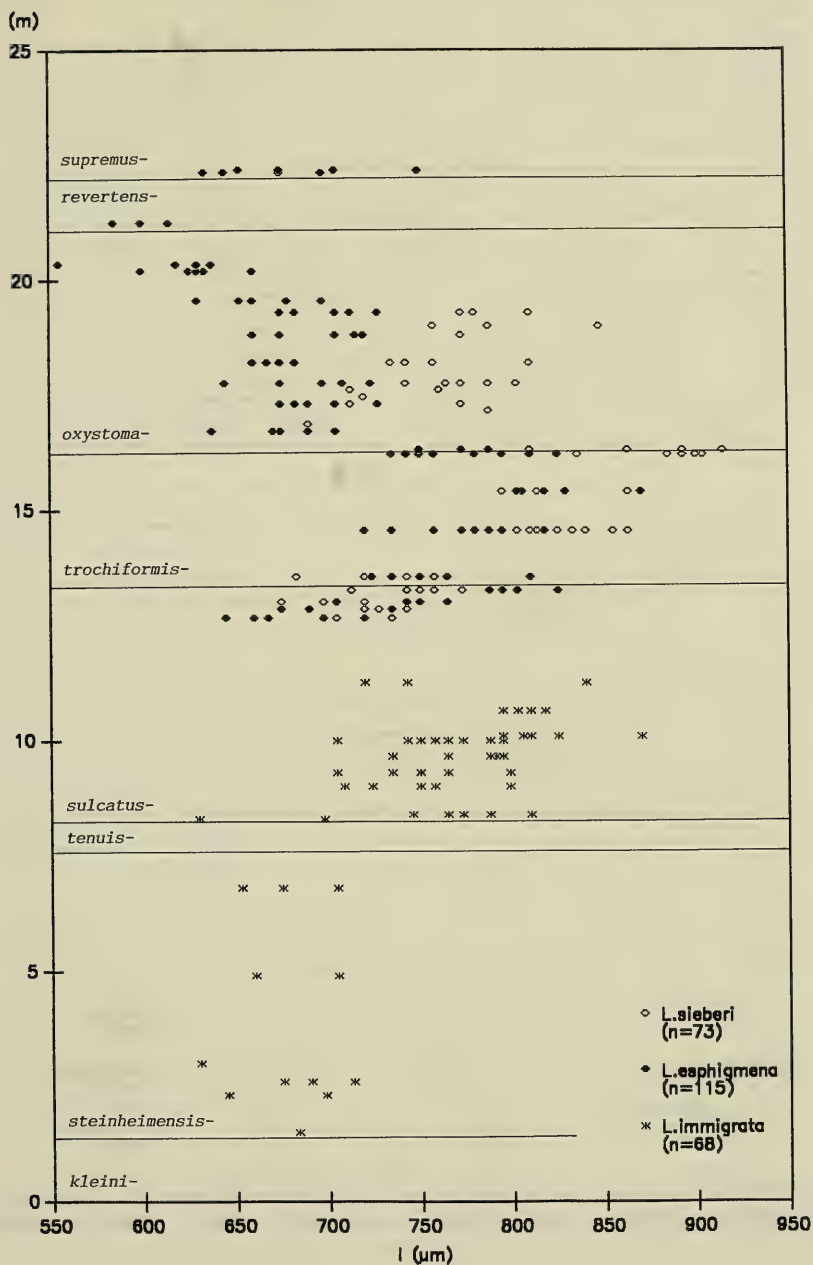


Abb. 19a. Klappenlänge (l) der rechten Klappen von Weibchen der *Leucocythere*-Arten im Profilverlauf (Einzelmeßwerte). Die Meterangabe der Ordinate bezieht sich auf das Gesamtprofil (vgl. Abb. 20).

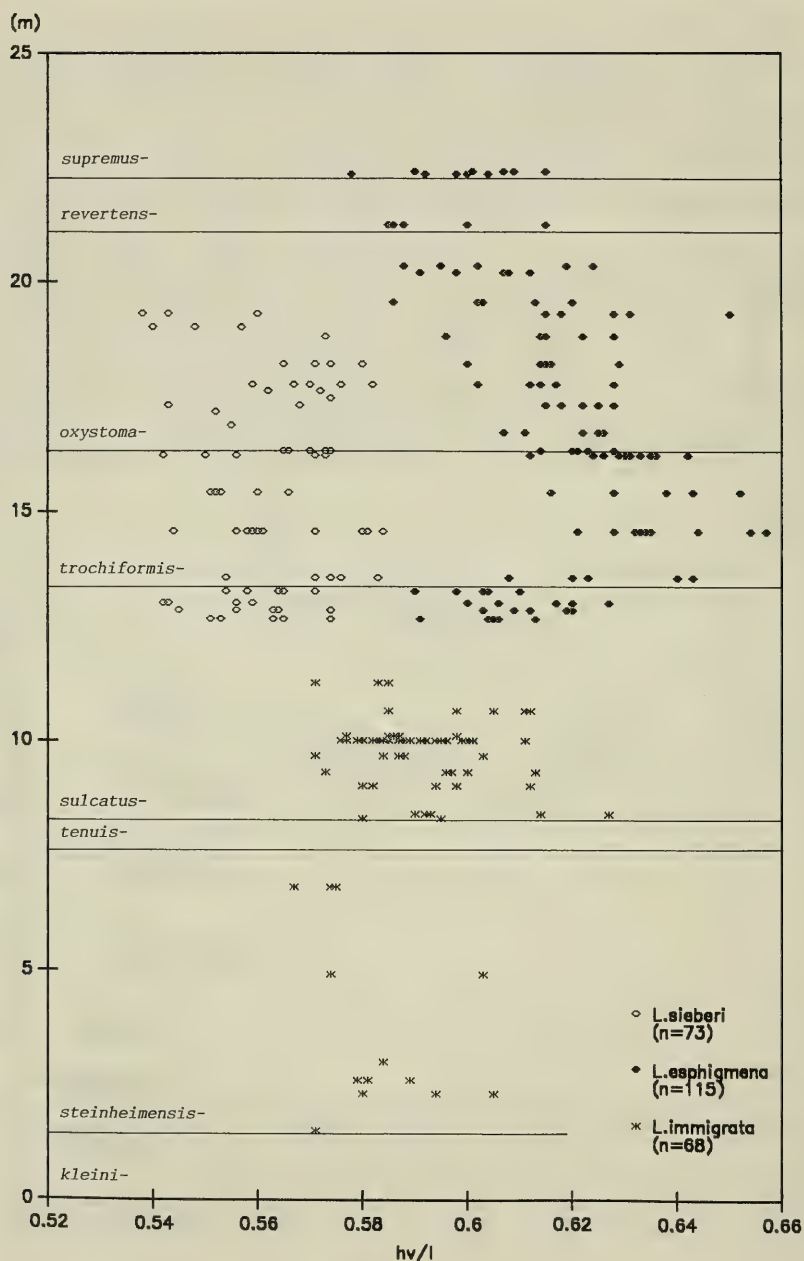


Abb. 19b. Verhältnis der größten Höhe der vorderen Klappenhälfte zur Länge (h_v/l) rechter Klappen von Weibchen der *Leucocythere*-Arten im Profilverlauf (Einzelmeßwerte). Die Abgrenzung von *L. sieberi* und *L. esphigmena*-Klappen ist besonders in den *trochiformis*-Schichten sehr deutlich; *L. immigrata* nimmt dazu eine mittlere Position ein.

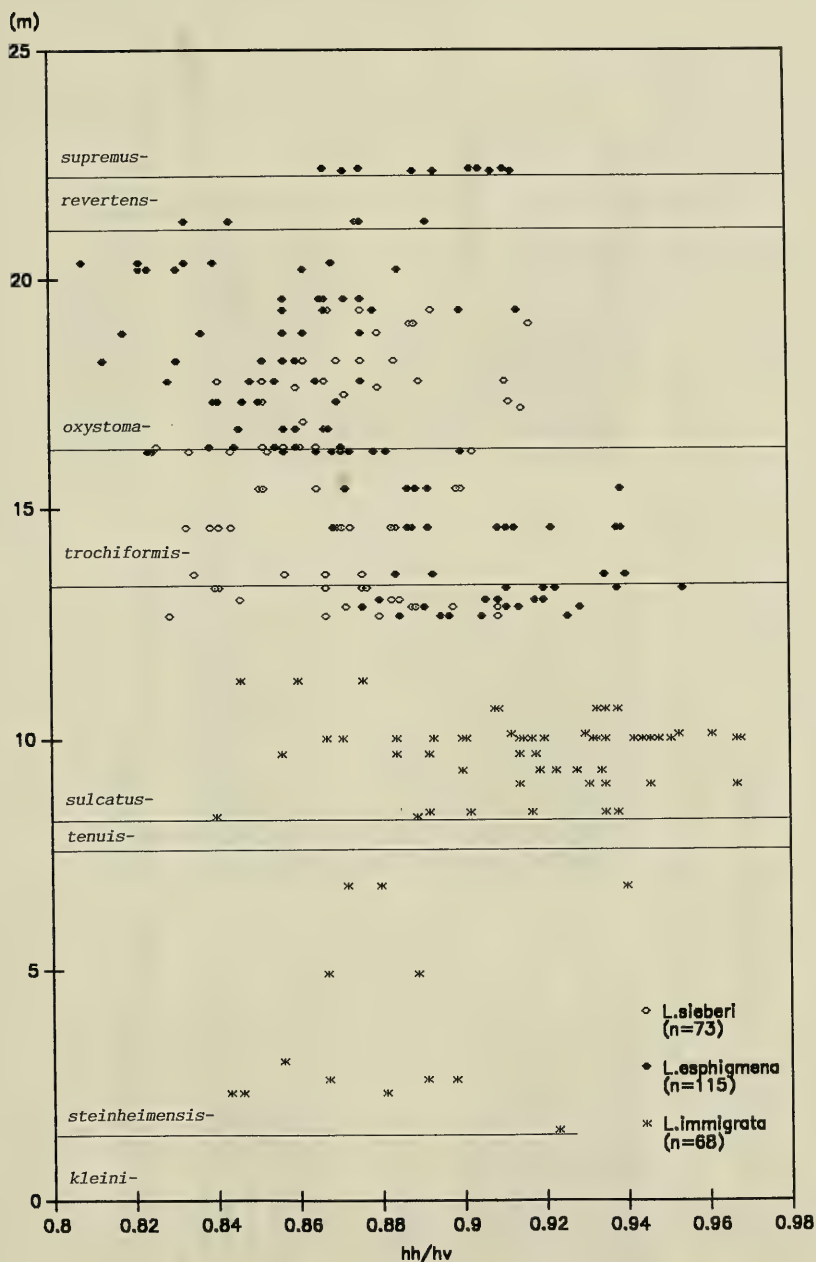


Abb. 19c. Verhältnis der größten Höhe der hinteren zur größten Höhe der vorderen Klappe (h_h/h_v) rechter Klappen von Weibchen der *Leucocythere*-Arten im Profilverlauf (Einzelmesswerte).

Tab. 18. Vergleich der *Leucocythere*-Arten des Steinheimer Beckens.

	<i>L. immigrata</i>	<i>L. esphigmata</i>	<i>L. sieberi</i>
1) Größe			
Länge (μm)	deutlicher Längenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂ L: 689, R: 675 L: 764, R: 775	kein wesentlicher Längenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂ L: 792, R: 766 L: 787, R: 768	kein wesentlicher Längenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂ L: 800, R: 802 L: 817, R: 791
♀♀:			
♂♂:			
Höhe (μm)	kein wesentlicher Höhenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂ L: 387, R: 393 L: 377, R: 396	deutlicher Höhenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂ L: 470, R: 489 L: 432, R: 456	deutlicher Höhenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂ L: 434, R: 450 L: 408, R: 401
♀♀:			
♂♂:			
h/l-Verhältnis			
♀♀:	L: 0,56, R: 0,58	L: 0,59, R: 0,64	L: 0,54, R: 0,56
♂♂:	L: 0,49, R: 0,51	L: 0,55, R: 0,59	L: 0,50, R: 0,51
2) Form			
Dorsalrand:	♂♂: sehr schwach gewellt; schwache konkave Einbuchtung im vorderen Teil, dann schwach konvex; ± horizontal bis leicht abfallend; ♀♀: gerade; nach hinten abfallend; L: gegenüber den Schloßzahngruben eingesenkt	gewellt; Abschnitte von vorn nach hinten: vordere Ausbuchtung – Einbuchtung – hintere Ausbuchtung; nach hinten abfallend; L: zwischen vorderer Schloßzahngrube und vorderer Ausbuchtung mit deutlicher Kerbe	♂♂: leicht gewellt, konkave Einbuchtung im vorderen Teil, dann leicht konvex; ± horizontal verlaufend; ♀♀: gerade; nach hinten abfallend; L: gegenüber den Schloßzahngruben eingesenkt
Lage von h_{max} :	L: im Bereich der vorderen Schloßzahngrube R: am Vorderende der Schloßrinne	im Bereich der vorderen Ausbuchtung des Dorsalrandes	L: im Bereich der vorderen Schloßzahngrube R: am Vorderende der Schloßrinne; bei R♂ z. T. auch im Bereich der hinteren Klappenhälfte

Übergang Dorsalrand		
– Vorderrand:		
Q ₁ Q ₂ :	L: ± gerade, R: konkav	L: gerade, R: konkav
Ö ₁ Ö ₂ :	L: ± gerade, R: konkav	L: konvex, R: ± gerade
Hinterrand von R:	leicht suprakurvat	leicht suprakurvat
3) Skulptur		
Retikulation:		
Lateralausbuchung:	schwach gerundet	schwach gerundet
4) Schloß		
Ausprägung:		
L:	deutlich Zähnelung der Schloßleiste deutlich, einzelne Zähnnchen aber nicht bis auf die Leistenbasis voneinander getrennt	sehr kräftig Zähnnchen der Schloßleiste kräftig ausgeprägt und bis auf die Leisten- basis voneinander getrennt
R:	die die Schloßrinne überdachende Blende deutlich ausgebildet, sich von vorn nach hinten nur wenig verbreiternd; hinterer Schloßzahn kräftig ausgebildet und freistehend	die die Schloßrinne überdachende Blende schmal ausgebildet, von vorn nach hinten etwas breiter werdend; hinterer Schloßzahn freistehend

6. Die Ostrakodengemeinschaft im Gesamtprofil

Eine graphische Übersicht über die Ausbeute an Ostrakodenklappen, die Häufigkeit und stratigraphische Reichweite der Arten im Gesamtprofil gibt Abb. 20. Im folgenden wird diese Graphik in der Abfolge der einzelnen *Gyraulus*-Schichten besprochen.

kleini-Schichten. — Obwohl die wenigen Proben dieser Schichten nicht als repräsentativ gewertet werden können, zeigt sich, daß die Ostrakodendichte hier gering ist.

In den *kleini*-Schichten, die nur mit ihren obersten Lagen in die Untersuchung einbezogen werden konnten, sind bereits 7 der insgesamt 12 durch mehrere Exemplare belegten Arten vorhanden. Es dominieren die beiden *Ilyocypris*-Arten. *Ilyocypris* sp. kommt etwas zahlreicher als *I. binocularis* vor. In allen drei Proben der *kleini*-Schichten sind zudem Klappen der Arten *H. steinheimensis*, *P. gracilis* und *L. immigrata* vorhanden. *P. steinheimensis* und *C. arida* wurden selten gefunden.

steinheimensis-Schichten. — Die Ausbeute an Ostrakodenklappen der Proben aus den *steinheimensis*-Schichten ist allgemein „spärlich“ bis „mäßig“ und nur in einem Fall „reichlich“.

Zu den bereits in den *kleini*-Schichten nachgewiesenen Arten treten mit Beginn der *steinheimensis*-Zeit die Arten *C. nitida* und *P. suborbicularis* hinzu. Mit Ausnahme der stets seltenen Art *P. suborbicularis*, die nur in 7 der insgesamt 14 Teilproben dieser Schichten gefunden wurde, konnten die übrigen 8 Arten in mindestens 11 Teilproben nachgewiesen werden.

Dominant sind auch hier die *Ilyocypris*-Arten, wobei *Ilyocypris* sp. deutlich häufiger als *I. binocularis* vorkommt. Dritthäufigste Art mit oft „zahlreichem“ Vorkommen ist *P. gracilis*. Die restlichen Arten sind meist nur „vereinzelt“ bis „selten“ vorhanden.

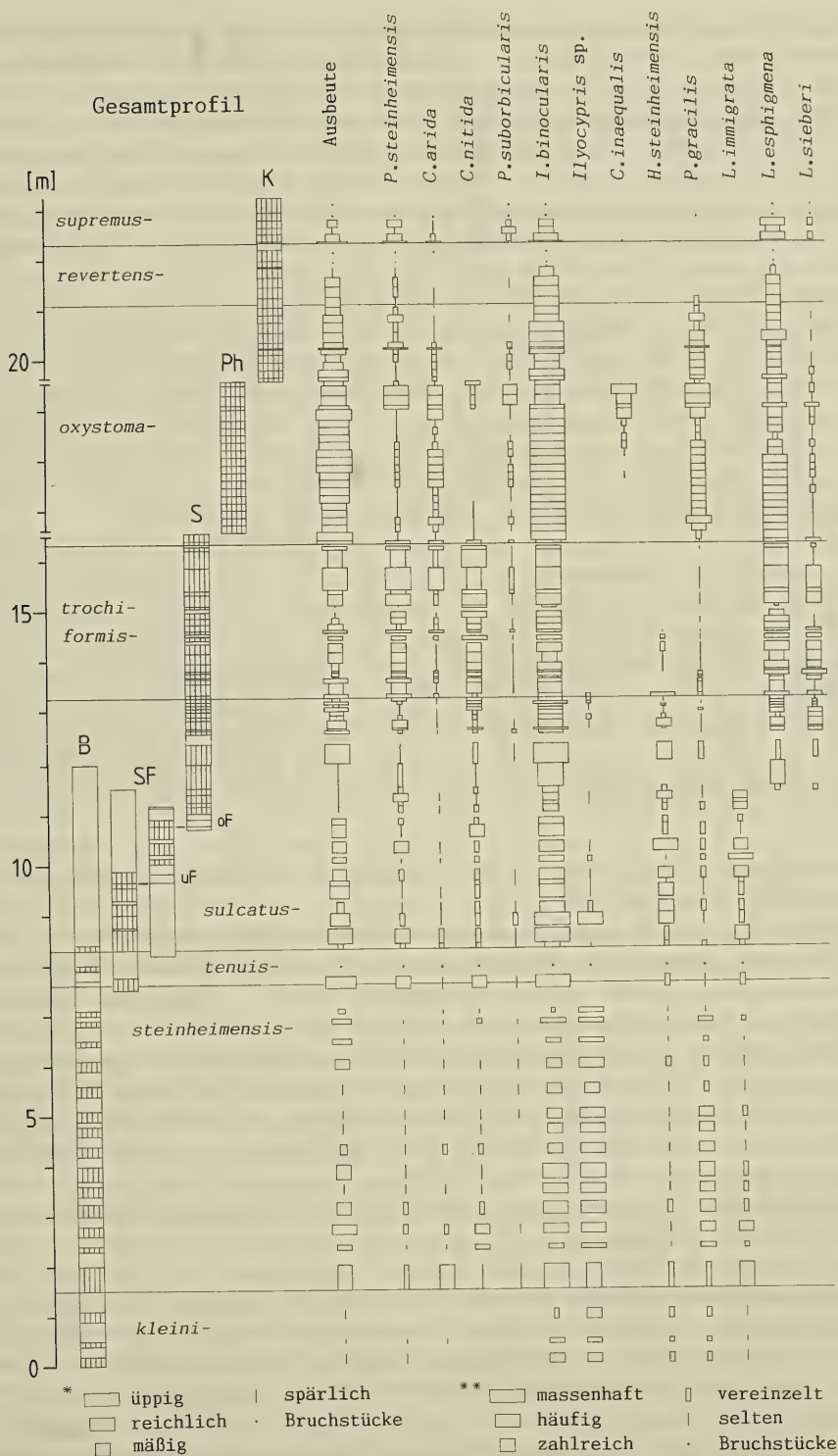
tenuis-Schichten. — Die *tenuis*-Schichten sind nur anhand weniger Proben untersucht worden, und nur die im Übergangsbereich zu den *steinheimensis*-Schichten befindliche Probe SF18 erbrachte eine gute Ausbeute an Ostrakodenklappen.

Alle in den *steinheimensis*-Schichten bereits vertretenen Arten wurden auch hier nachgewiesen. Auffallende Veränderungen gegenüber diesen sind das seltene Auftreten von *Ilyocypris* sp. und *P. gracilis*. „Massenhaft“ sind dagegen Klappen der dominierenden Art *I. binocularis* vorhanden, und auch die Arten *P. steinheimensis* und *C. nitida* sind individuenreicher präsent.

sulcatus-Schichten. — Die Ausbeute an Ostrakodenklappen war hier sehr unterschiedlich, allgemein aber besser als in den zuvor besprochenen, älteren Schichten.

Abb. 20. Gesamtprofil, Ausbeute an Ostrakodenklappen, stratigraphische Reichweite und Häufigkeit der einzelnen Arten in den *Gyraulus*-Schichten.

Die vertikal schraffierten Profilbereiche markieren diejenigen Proben, die bei der Darstellung der Ausbeute und im Häufigkeitsmuster berücksichtigt wurden. Die Bewertungskategorien für die Ausbeute sind unter *, die für die Häufigkeit der Arten unter ** angegeben. uF = untere Fischlage, oF = obere Fischlage.



Während in den *steinheimensis*-Schichten verhältnismäßig gleichbleibende Dominanzverhältnisse vorhanden sind, verstärken sich in den *sulcatus*-Schichten die bereits in den *tenuis*-Schichten eingeleiteten Veränderungen zunehmend.

I. binocularis bleibt durchgehend dominant und tritt in einigen Proben „massenhaft“ auf. Hinsichtlich Form und Skulptur weisen ihre Klappen Veränderungen auf, die in einer Zunahme der relativen Klappenhöhe und Abschwächung der Höcker-skulptur im Bereich untere bis mittlere *sulcatus*-Schichten und einer Abnahme der relativen Klappenhöhe und Verstärkung der Höckerskulptur in den oberen *sulcatus*-Schichten bestehen. *Ilyocypris* sp. ist nur noch in einer Probe (SF16) häufig und tritt nicht mehr in allen Proben auf. Auch bei den Klappen dieser Art sind Formveränderungen gegenüber den Klappen aus den *steinheimensis*-Schichten erkennbar, die in einer deutlicheren Ausprägung der Differenz zwischen h_v und h_h bestehen.

Die in den *tenuis*-Schichten gegenüber den *steinheimensis*-Schichten höheren Individuendichten von *P. steinheimensis* und *C. nitida* bleiben die *sulcatus*-Schichten hindurch erhalten, und auch *P. gracilis* tritt mit meist „vereinzelt“ Vorkommen in den *sulcatus*-Schichten recht gleichbleibend auf. Weiterhin unverändert, nämlich „selten“ vorkommend, sind die Arten *C. arida* und *P. suborbicularis*.

Sehr markante Veränderungen mit Beginn der *sulcatus*-Zeit stellen die Dichtezunahmen bei *H. steinheimensis* und *L. immigrata* dar. Auch zeigen die Klappen von *H. steinheimensis* morphologische Veränderungen, die in einer stärkeren Ausprägung des Vorder- und Hinterendes bestehen. Sehr starke morphologische Veränderungen der Klappen weist *L. immigrata* auf, die sich schließlich in die Arten *L. esphigmena* und *L. sieberi* aufspaltet. Da der genaue Aufspaltungszeitpunkt, der Zeitpunkt des Beginns der reproduktiven Isolation der Schwesterarten, nicht ermittelt werden kann (vgl. WILLMANN 1985: 152), wurde er in Abb. 19b mit dem Zeitpunkt der deutlichen Unterscheidbarkeit von *L. esphigmena*- und *L. sieberi*-Klappen festgelegt.

trochiformis-Schichten. — Die Ausbeute an Ostrakodenklappen war hier meist „mäßig“ bis „reichlich“.

I. binocularis ist auch in den *trochiformis*-Schichten häufig vorhanden und dominiert meistens. Zeitweise ist aber auch eine der hier sehr individuenreichen Arten *P. steinheimensis*, *C. nitida* und *L. esphigmena* dominant. Hinsichtlich Form und Skulptur der *I. binocularis*-Klappen zeigen sich bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten ähnliche Verhältnisse wie in den oberen *sulcatus*-Schichten mit niedrigen, z. T. noch weiter abnehmenden h/l -Werten, während zu den oberen *trochiformis*-Schichten hin eine Zunahmen der h/l -Werte stattfindet und schließlich die höchsten Werte erreicht werden. Der prozentuale Anteil an Klappen mit kräftig ausgebildeter Höckerskulptur ist sehr hoch.

Klappen der Art *Ilyocypris* sp. wurden nur noch in der untersten Probe der *trochiformis*-Schichten gefunden.

Ihre höchsten Individuendichten mit meist „zahlreichem“ bis „häufigem“ Vorkommen erreichen *P. steinheimensis* und *C. nitida*. Die graphische Darstellung läßt bei beiden Arten sogar eine Tendenz der weiteren Dichtezunahme während der *trochiformis*-Zeit erkennen. Diese Tendenz zeigt sich außerdem auch bei *C. arida* und *L. esphigmena*, bei ersterer im Bereich der Häufigkeitskategorien „selten“ bis „zahlreich“, bei letzterer im Bereich „zahlreich“ bis „häufig“. Die Klappen der genauer betrachteten *L. esphigmena*-Weibchen weisen hier die höchsten Längenwerte und h/l -Werte auf. Die Ausprägung des Schlosses sowie der Schloßrandein-

buchtung sind am kräftigsten, so daß die Klappen aus diesen Schichten der SIEBERschen Beschreibung am besten entsprechen.

Die Arten *P. gracilis* und *L. sieberi* zeigen im Gegensatz dazu während der *trochiformis*-Zeit eine Tendenz zur Dichteabnahme. Die in den *sulcatus*-Schichten bedeutende Art *H. steinheimensis* findet sich nur noch bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten.

Schließlich ist *P. suborbicularis* im Unterschied zu den bisher besprochenen Schichten in fast jeder Teilprobe vorhanden, bleibt aber generell selten.

oxystoma-Schichten. — Die Proben der unteren und mittleren *oxystoma*-Schichten erbrachten die höchsten Ausbeuten an Ostrakodenklappen. In diesem Bereich ist *I. binocularis* hyperdominant. Sie bleibt auch in den oberen *oxystoma*-Schichten die dominante Art. Ihre Klappen weisen sehr hohe und relativ konstante h/l -Werte auf. Die h_h/h_v -Werte sind die höchsten aller untersuchten Proben. Es findet eine fortlaufende Abnahme der Höckerausprägung statt, so daß an der *trochiformis-revertens*-Grenze ausschließlich höckerlose Formen vorhanden sind. Nur in den untersten Lagen sind noch spitzhöckerige *I. binocularis*-Klappen vorhanden.

Die beiden Arten *P. steinheimensis* und *C. nitida*, die in den *trochiformis*-Schichten sehr individuenreich waren, weisen eine drastische Reduktion ihrer Dichten auf. *P. steinheimensis* ist bis in die mittleren *oxystoma*-Schichten nur „selten“ bis „vereinzelt“ vorhanden, *C. nitida* fehlt sogar meistens oder ist nur „selten“ vorhanden. In einigen Proben der mittleren *oxystoma*-Schichten ist *P. steinheimensis* nochmals „häufig“ und *C. nitida* „vereinzelt“ bis „zahlreich“ vorhanden. Während erstere in den oberen *oxystoma*-Schichten dann wieder weniger häufig auftritt, fehlt letztere schließlich ganz.

Ihre hinsichtlich des gesamten Profils höchsten Dichten mit „vereinzelt“ bis „zahlreichem“ Vorkommen weist *C. arida* in diesem Schichtbereich auf. Auch *P. suborbicularis* ist, verglichen mit den anderen Schichtbereichen, hier häufiger zu finden, und zwar besonders im Bereich der mittleren *oxystoma*-Schichten. In diesem Bereich tritt erstmals die Art *C. inaequalis* auf. Sie erreicht ein „zahlreiches“ bis „häufiges“ Vorkommen, fehlt aber in den oberen *oxystoma*-Schichten wieder.

Auffallend sind auch die hohen *P. gracilis*-Dichten mit „zahlreichem“, z. T. auch „häufigem“ Auftreten.

L. esphigmena ist in den unteren bis mittleren *oxystoma*-Schichten meist „häufig“ vorhanden und wird zu den oberen *oxystoma*-Schichten hin seltener. Die Ausprägung des Schlosses der betrachteten weiblichen Klappen, die in den *trochiformis*-Schichten sehr kräftig war, geht schrittweise zurück. Ihr h/l -Wert wird kleiner, und auch ihre Längenwerte nehmen ab.

Auch die gegenüber den *trochiformis*-Schichten wesentlich seltener vorhandenen *L. sieberi*-Klappen sind hier etwas kleiner und haben geringere h/l -Werte. Die Veränderung ist aber schwächer ausgeprägt als bei *L. esphigmena*.

revertens-Schichten. — Die karge Ausbeute an Ostrakodenklappen aus den Proben der *revertens*-Schichten (z. T. nur Bruchstücke) und die wegen fehlender *Gyraulus*-Gehäusen unsichere Abgrenzung gegenüber den *oxystoma*-Schichten schränken die Aussagemöglichkeiten stark ein. Insgesamt wurden hier nur 6 Arten nachgewiesen.

Die in den oberen *oxystoma*-Schichten einsetzenden Trends setzen sich fort. *I. binocularis* ist weiterhin dominant. Ihre Klappen sind ausschließlich höckerlos.

Auch bei den Klappen der zweithäufigsten Art, *L. esphigmena*, setzt sich der begonnene Trend der Reduktion der Größe und Schloßeinrichtungen fort.

Dritthäufigste Art ist *P. steinheimensis*. Die übrigen Arten, *C. arida*, *P. suborbicularis* und *P. gracilis* wurden nur „selten“ oder „vereinzelt“ gefunden.

supremus-Schichten. — Obwohl nur wenige Proben aus den unteren Lagen der *supremus*-Schichten zur Verfügung standen, von denen nur drei eine gute Ausbeute an Ostrakodenklappen lieferten, läßt sich mit Beginn der *supremus*-Zeit ein neuer Trend erkennen.

Vor allem sind die Klappen von *I. binocularis* wieder relativ flacher und weisen wieder zu über 50% deutliche Höcker auf. Die Klappen von *L. esphigmena* besitzen wieder kräftiger ausgeprägte Schlösser und sind größer.

Anhand des Arteninventars und der Dominanzstruktur läßt sich wegen der geringen Anzahl an Proben nur wenig ablesen.

Dominant sind *I. binocularis* und *L. esphigmena*, aber auch *P. steinheimensis*, *C. arida*, *P. suborbicularis* und *L. sieberi* sind präsent.

Schließlich sind noch Bruchstücke von *P. gracilis* und einer gegenüber den *oxystoma*-Schichten veränderten *C. inaequalis* vorhanden.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Veränderung der Ostrakodengemeinschaft im Gesamtprofil zusammen mit der morphologischen Veränderung der Klappen einzelner Arten sich gut in die Gliederung der Steinheimer Sedimente anhand der *Gyraulus*-Arten einfügt.

Die *kleini-steinheimensis*-Grenze ist geprägt vom Auftreten der Arten *C. nitida* und *P. suborbicularis*, von einer deutlichen Dominanz von *Ilyocypris* sp. und dem zahlreichen Auftreten von *P. gracilis*.

An der *steinheimensis-tennis*-Grenze übernimmt *I. binocularis* die dominante Position.

Wie bei *Gyraulus* ist die *tennis-sulcatus*-Grenze sehr markant ausgeprägt. Klappen der Arten *H. steinheimensis* und *L. immigrata* treten zahlreicher auf und zeigen starke morphologische Veränderungen. Die unteren *sulcatus*-Schichten sind durch *L. immigrata*, die oberen durch *L. esphigmena* und *L. sieberi* charakterisiert. Unterschiede zwischen diesen beiden Schichtbereichen bestehen außerdem hinsichtlich der Schalenmorphologie von *I. binocularis*.

Ebenfalls sehr deutlich drückt sich der Beginn der *trochiformis*-Zeit bei den Ostrakoden aus. Neben den ausgeprägten morphologischen Veränderungen bei *I. binocularis* und *L. esphigmena* sind dabei die Zunahme der Individuendichten von *P. steinheimensis* und *C. nitida* kennzeichnend. Auch hier zeichnet sich eine weitere Unterteilungsmöglichkeit anhand der *I. binocularis*-Klappen in einen unteren und einen oberen Schichtbereich ab, deren Grenze mit dem Verschwinden von *H. steinheimensis* zusammenfällt.

Die *trochiformis-oxystoma*-Grenze ist bei den skulpturierten Ostrakodenarten *I. binocularis* und *L. esphigmena* wie bei den *Gyraulus*-Arten durch den Beginn der Reduktion der Skulpturausprägung gekennzeichnet. Darüber hinaus sind die drastischen Dichteabnahmen von *P. steinheimensis* und *C. nitida* sowie die deutlichen Dichtezunahmen von *P. gracilis* markante Veränderungen. Eine Abgrenzung der mittleren *oxystoma*-Schichten als Schichtbereich mit *C. inaequalis*, der sich auch durch die höchste Individuendichte von *P. suborbicularis* auszeichnet, bietet sich an.

Die *oxystoma-revertens*-Grenze ist nicht klar definierbar. Trends aus den *oxystoma*-Schichten setzen sich fort.

Dagegen ist der Beginn der *supremus*-Zeit wieder wie bei *Gyraulus* mit einer Zunahme der Skulpturausprägung der Klappen von *I. binocularis* und *L. esphigmena* deutlich.

7. Ökologische Aspekte

Die vielfältigen Betrachtungsmöglichkeiten, die Ostrakoden hinsichtlich der Interpretation der ökologischen Verhältnisse bieten, müssen hier auf einige Aspekte, die sich aus der Biologie und Autökologie rezenter Vergleichsarten ergeben, beschränkt bleiben.

Anhand der morphometrischen Verhältnisse des Steinheimer Beckens und daraus ableitbarer limnologischer Charakteristika wird außerdem versucht, weitere Hinweise über die möglichen ökologischen Verhältnisse des ehemaligen Sees zu gewinnen.

7.1. Biologie und Autökologie der Steinheimer Ostrakodenarten

P. steinheimensis. – Das Vorkommen männlicher und weiblicher Klappen zeigt zweigeschlechtliche Fortpflanzung an. *P. steinheimensis* war entsprechend dem allen Candonen gemeinsamen Merkmal eine nicht schwimmfähige Bodenform. Die ihr schalenmorphologisch sehr nahe kommende rezente Art *P. compressa* ist nach HILLER (1971) mesothermophil und mesohalophil. Sie hat im Frühjahr ihr maximales jahreszeitliches Vorkommen und zeichnet sich durch eine langsame Entwicklung aus. Nach LÖFFLER & DANIELOPOL (1978) ist sie allgemein in stehenden Gewässern und Seen zu finden, wo sie das Litoral und Sublitoral besiedelt (KLIE 1938, ABSOLON 1973, MALLWITZ 1984).

C. arida. – Die Funde männlicher und weiblicher Klappen zeigen zweigeschlechtliche Fortpflanzung an. Die Arten der Gattung *Candonopsis* sind wie die Candonen nicht schwimmfähige Bodenformen. *Candonopsis*-Arten sind vor allem in tropischen und subtropischen Regionen artenreich vertreten (DANIELOPOL 1980). Die europäischen Arten, inklusive *C. arida*, faßt DANIELOPOL nach der bekanntesten dieser Arten, *C. kingsleii*, in der *kingsleii*-Gruppe zusammen. *C. kingsleii* ist nach HILLER (1971) eine thermoeuryplastische, mesohalophile Dauerform. Sowohl unter den Arten der tropischen Regionen als auch denen der *kingsleii*-Gruppe befinden sich aber auch hypogäische Formen.

C. nitida. – Die Cyclocypridinen pflanzen sich in der Regel zweigeschlechtlich fort und sind gute Schwimmer. Dies dürfte auch für *C. nitida* zutreffen. Als rezente Vergleichsart kann *C. ovum* herangezogen werden. Sie wird von HILLER (1971) als thermoeuryplastisch und mesohalophil klassifiziert. LÖFFLER & DANIELOPOL (1978) ordnen sie als euryöke Süßwasserform ein. Sie zeigt aber eine Vorliebe für pflanzenreiche Gewässer (ABSOLON 1973, JANZ 1988) und ist in Seen vor allem im Litoral anzutreffen (ALM 1916).

P. suborbicularis. – Als Art der Unterfamilie Cyclocypridinae kann auch für *P. suborbicularis* zweigeschlechtliche Fortpflanzung und ein gutes Schwimmvermögen angenommen werden. Eine mit ihr vergleichbare rezente Art ist mir nicht bekannt. Rezente Arten der Gattung *Physocypria* kommen allgemein in stehenden Gewässern, Seen und temporären Kleingewässern vor (LÖFFLER & DANIELOPOL

1978). Nach Angaben von KLIE (1938), NÜCHTERLEIN (1969) und HILLER (1971) sind es thermoeuryplastische, auf das Süßwasser beschränkte Arten, die ganzjährig oder nur in den Sommermonaten auftreten.

I. binocularis. – Die Gattung *Ilyocypris* umfaßt sowohl sich parthenogenetisch als auch zweigeschlechtlich reproduzierende Arten. Auch hinsichtlich des Schwimmvermögens sind beide Möglichkeiten, schwimmfähig oder nicht schwimmfähig, gegeben. Eine in ihrer Schalenmorphologie und Variabilität ähnliche rezente Art ist *I. monstifica*. Sie kommt in stehenden Gewässern vor (LÖFFLER & DANIELOPOL 1978) und ist eine warmstenotherme, schwimmfähige Art, die über Schlammgrund und in Pflanzenbewuchs zu finden ist (NÜCHTERLEIN 1969, MEISCH 1988). Da bei den zahlreichen untersuchten und gut erhaltenen Klappen von *I. binocularis* nie Klappen mit Hodenschlauchabdrücken gefunden wurden, nehme ich hier parthenogenetische Reproduktion an.

Ilyocypris sp. – Die beiden rezenten Arten *I. bradyi* und *I. gibba*, in deren Umfeld *Ilyocypris* sp. einzuordnen ist, sind anhand schalenmorphologischer Merkmale nicht zweifelsfrei unterscheidbar. In ihren ökologischen Ansprüchen sind sie dagegen sehr verschieden. Während *I. bradyi* eine nicht schwimmfähige, oligothermophile Dauerform ist (NÜCHTERLEIN 1969), gilt *I. gibba* als meso- bis polythermophil, tritt in den Sommermonaten auf und kann schwimmen (NÜCHTERLEIN 1969, HILLER 1971). Anhand der Länge der Schwimmborsten der zweiten Antenne sind die beiden Arten morphologisch unterscheidbar.

C. inaequalis. – Nach MALZ (1976) ist das Vorkommen rezenter *Cyprinotus*-Arten auf Regionen innerhalb der Jahresisothermen von +20°C beschränkt. Sie sind demnach als warmstenotherm zu klassifizieren. Ihre Schwimmfähigkeit wird vermutlich durch den als „Hohlspeicher“ wirkenden Schalenbuckel erhöht. Sowohl Arten mit parthenogenetischer als auch zweigeschlechtlicher Reproduktion sind bekannt.

H. steinheimensis. – Die Arten der Gattung *Heterocypris* weisen ein breites ökologisches Spektrum auf. LÖFFLER & DANIELOPOL (1978) geben als Verbreitung Süßwasserbiotope im allgemeinen, Seen bzw. allgemein stehende Gewässer, periodische Kleingewässer, aber auch Brackwasser und Binnensalzseen an. Die Arten sind schwimmfähig. Sowohl zweigeschlechtliche als auch parthenogenetische Reproduktion kommt vor. Für *H. steinheimensis* wird ein Übergang von zunächst zweigeschlechtlicher (*steinheimensis*-Schichten) zu parthenogenetischer Fortpflanzung (*sulcatus*-Schichten) postuliert.

P. gracilis. – Auch die Gattung *Potamocypris* umfaßt Arten mit sehr unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen. Das Spektrum reicht von nicht schwimmfähigen Bodenformen, die im Grundwasser, in Quellen und dem Rhithral vorkommen, bis zu schwimmfähigen Arten stehender, warmer und pflanzenreicher Gewässer. Es sind auch Arten aus dem Brackwasser und aus Binnensalzseen bekannt (LÖFFLER & DANIELOPOL 1978). Eine nähere Eingrenzung anhand der Schalenmorphologie ist für *P. gracilis* nicht möglich (persönliche Mitteilung von Herrn Dr. Meisch).

L. immigrata, *L. esphigmena*, *L. sieberi*. – Die Limocytherinen sind nicht schwimmfähige Bodenformen. Die Typusart der Gattung *Leucocythere*, *L. mirabilis*, wird von DANIELOPOL et al. (1989) als kaltstenotherm bezeichnet. Sie wurde bislang im Profundal oligotropher Seen gefunden. Die beiden häufigeren rezenten Arten der Gattung *Limnocythere*, *L. inopinata* und *L. sanctipatricii*, kommen im

Grundwasser, im Schlamm von Seen und periodischen Gewässern vor (LÖFFLER & DANIELOPOL 1978). Alle drei Limnocytherinen des Steinheimer Beckens reproduzierten sich zweigeschlechtlich.

7.2. Ökologische Interpretation des Ostrakodenbefundes

Bei der Betrachtung der zeitlichen Veränderung der Dominanzstruktur der Ostrakodengemeinschaft, wie sie aus Abb. 20 hervorgeht, fällt die Parallelität der Veränderungen der Individuendichten von *P. steinheimensis* und *C. nitida*, insbesondere deren Zunahme in den *trochiformis*-Schichten und starke Reduktion mit Beginn der *oxystoma*-Zeit, auf. Beide Arten sind entsprechend den oben angeführten Daten mit hoher Wahrscheinlichkeit Litoralformen. Da mit dem Rückgang des Pegels sich auch sukzessive die ökologischen Verhältnisse des Litorals ins Beckeninnere hinein verschieben, bis schließlich der See so flach ist, daß auch der zuvor als Profundal ausgewiesene Bereich litorale Verhältnisse aufweist, kann die Zunahme der beiden Arten während der *trochiformis*-Zeit als Nutzung der damit für Litoralbewohner erweiterten Existenzmöglichkeiten gedeutet werden.

Die Annahme einer starken Senkung des Wasserspiegels während der *trochiformis*-Zeit steht in Einklang mit den von MENSINK (1984) anhand der Daten von BAJOR (1965) rekonstruierten Seestadien. Die Regressionsphase begann danach kurz vor Beginn der *trochiformis*-Zeit und setzte sich bis in die frühe *oxystoma*-Zeit hinein fort. Der Beginn der Regression fällt also mit dem Beginn der Zunahme der Individuendichten von *P. steinheimensis* und *C. nitida* zusammen. Die darauf folgende Transgressionsphase hätte aber, nach den beiden Ostrakodenarten beurteilt, bereits unmittelbar mit Beginn der *oxystoma*-Zeit eingesetzt.

In den mittleren *oxystoma*-Schichten ist ein erneuter Dichteanstieg von *P. steinheimensis* und ein nochmaliges Auftreten von *C. nitida* festzustellen. Dieser Zeitabschnitt ist auch durch das Auftreten der vermutlich warmstenothermen Art *C. inaequalis* und das individuenreichste Vorkommen von *P. suborbicularis* gekennzeichnet. Da diese beiden Arten, ebenso wie *C. nitida*, gute Schwimmer sind und vermutlich wie diese pflanzenreiche Habitate bevorzugen, könnte hier erneut eine kürzere Regressionsphase stattgefunden haben.

Ein verglichen mit *P. steinheimensis* und *C. nitida* weitgehend gegenläufiges Häufigkeitsmuster weist *P. gracilis* auf. Obwohl eine Zuordnung einer rezenten Vergleichsart hier nicht möglich war, läßt dieser Umstand vermuten, daß *P. gracilis* den nicht schwimmfähigen Bodenformen mit einer Vorliebe für kühlere Temperaturen zuzuordnen ist. Sie kommt in der *steinheimensis*- und *oxystoma*-Zeit am individuenreichsten vor und tritt in der *trochiformis*-Zeit nur selten auf.

Da der Steinheimer See von der *kleini*- bis in die mittlere *steinheimensis*-Zeit sicherlich oligotrophe Verhältnisse aufwies, kann auch angenommen werden, daß *Ilyocypris* sp., die in der *steinheimensis*-Zeit dominiert, eher mit *I. bradyi* zu vergleichen ist, also eine nicht schwimmfähige, oligothermophile Art war, die sich vermutlich vorwiegend im Bodenschlamm des Profundals aufhielt. Ähnliche ökologische Ansprüche dürfte auch *L. immigrata* gehabt haben.

I. binocularis, die möglicherweise schwimmen konnte, könnte dagegen eher eine Vorliebe für Bereiche auf und über dem Bodenschlamm besessen haben und aufgrund ihrer großen Anpassungsfähigkeit sowohl das Litoral als auch das Profundal bewohnt haben. Diese Annahme würde auch ihr stets individuenreiches Auftreten erklären.

Welche ökologischen Veränderungen traten mit Beginn der *sulcatus*-Zeit ein?

Für den Zeitraum *steinheimensis*- bis obere *sulcatus*-Schichten gibt MENSINK (1984) ein kontinuierliches Ansteigen des Pegels an. Nach BAJOR (1965) sprechen „die relativ hohen δC^{13} -Werte in den *steinheimensis-tenuis*-Schichten für eine besonders gute Durchlüftung des Sees zu dieser Zeit. Die Abnahme in den hangenden Schichten weist auf eine beginnende Eutrophierung hin.“

Sauerstoffarme Verhältnisse im Profundal, die aus Eutrophierungsprozessen resultierten oder auch allein aufgrund der bei hohem Wasserstand sehr wahrscheinlich eingetretenen Meromixie des Sees (vgl. Erklärungen in Kap. 7.3.) zustande kamen, würden die festgestellte Dichtereduktion der im Bodenschlamm lebenden Arten *P. gracilis* und *Ilyocypris* sp. am Anfang und während der *sulcatus*-Zeit plausibel machen. Möglicherweise können auch die bei einigen Arten festzustellenden schalenmorphologischen Veränderungen, die hier einsetzen, als Reaktion auf die Änderung des Zirkulationsmodus und Trophiegrades des Sees gedeutet werden. Denkbar ist schließlich, daß die Ausbildung sauerstoffarmer Profundalbereiche auch zu einer Separierung zweier *L. immigrata*-Populationen und damit zur postulierten Aufspaltung dieser Art in die Arten *L. esphigmena* und *L. sieberi* beigetragen haben könnte.

Mit der zu Beginn der *trochiformis*-Zeit einsetzenden Regression wurde die Sauerstoffversorgung des Sees sicherlich kontinuierlich verbessert. Auswirkungen auf die Sauerstoffverhältnisse des Profundals konnten sich erst bei Einsetzen holomiktischer Verhältnisse ergeben. Mit fortschreitendem Pegelrückgang wurden aber schließlich auch die das Profundal kennzeichnenden Bedingungen, wie fehlender Pflanzenbewuchs und konstante, kühle Temperaturverhältnisse, durch litorale Verhältnisse sukzessive ersetzt. Für eng an Profundalverhältnisse angepaßte Arten wie *Ilyocypris* sp. und *P. gracilis* waren damit auch in dieser Zeit schlechte Existenzbedingungen gegeben.

Für die *oxystoma*-Zeit ist nach Wiederansteigen des Pegels eine erneute Ausbildung eines gut mit Sauerstoff versorgten Profundals wahrscheinlich, was insbesondere aus den hohen Dichten von *P. gracilis* geschlossen werden kann. Gegenüber der *steinheimensis*-Zeit könnte es hier aber generell wärmer gewesen sein. Neben dem darauf hinweisenden Auftreten von *C. inaequalis* und den erhöhten Dichten von *P. suborbicularis* scheint auch das häufigere Auftreten von *C. arida* hierfür zu sprechen. Außerdem kam es, wie bereits oben erwähnt, vermutlich zu kurzzeitigen Regressionen.

Eine Interpretation der möglichen ökologischen Verhältnisse während der *reverrens*- und *supremus*-Zeit ist anhand des Ostrakodenbefundes wegen der schlechten Ausbeute an Klappen nicht möglich. Der Rückgang der Häufigkeit von *P. gracilis* sowie die Schalenmorphologie von *I. binocularis* und *L. esphigmena* deuten jedoch darauf hin, daß zu Beginn der *supremus*-Zeit ähnliche Verhältnisse wie zu Beginn der *trochiformis*-Zeit geherrscht haben könnten.

7.3. Limnologische Betrachtung

Aus den eingangs aufgelisteten, von REIFF (1976) zusammengestellten Daten zur Morphometrie des Einschlagkraters läßt sich die limnologische Kenngröße der reduzierten Tiefe (Z_{red}) als Quadratwurzel des mittleren Seedurchmessers bzw. als vierte Wurzel der Seeoberfläche für den Steinheimer See berechnen. Z_{red} bezeichnet die Tiefe eines Sees, bis zu der die Windarbeit imstande ist, einen Dichtegradienten zu

beseitigen. Sie beträgt für den Steinheimer See ($\sqrt{3500}$) ca. 60 Meter. Das Verhältnis von maximaler Seetiefe zu reduzierter Seetiefe ($Z_{\max}/Z_{\text{red}}$) liefert einen Hinweis darauf, ob der Wasserkörper eines Sees eine vollständige (Holomixie) oder nur eine teilweise, die tieferen Bereiche nicht erfassende Durchmischung (Meromixie) erfährt. Je weiter der Quotient $Z_{\max}/Z_{\text{red}}$ den Wert 1 übersteigt, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß meromiktische Verhältnisse eintreten.

Aus REIFFS Angaben läßt sich für den Steinheimer See eine maximale Seetiefe von 180 Metern errechnen, woraus sich für das Verhältnis $Z_{\max}/Z_{\text{red}}$ ein Wert von 3 ergibt. Selbst bei der Annahme von nur 120 Metern Seetiefe, was der Tiefe des heute sichtbaren Kraters entspricht, ergibt sich für $Z_{\max}/Z_{\text{red}}$ noch ein Wert von 2.

Diese Überlegungen zeigen, daß die im vorherigen Kapitel zur ökologischen Interpretation des Ostrakodenbefundes der *sulcatus*-Zeit getroffene Annahme eines in dieser Zeit sauerstoffarmen Profundals sehr wahrscheinlich ist. Allein die morphometrisch-hydrologischen Verhältnisse des Seebeckens weisen darauf hin.

Stellen sich meromiktische Verhältnisse ein, bildet sich im Profundal eine von der Zirkulation nicht erfaßte Tiefenschicht (Monimolimnion), in der anaerobe Verhältnisse herrschen. Diese bewirken, vermittelt über das $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$ -System, eine Freisetzung der im Sediment deponierten Nährstoffe, wodurch der See zusätzlich gedüngt wird (interne Düngung).

Aus den Angaben von BAJOR (1965) läßt sich für das $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$ -Verhältnis eine deutliche Erhöhung der Werte am Beginn der *sulcatus*-Zeit ablesen, die auf anaerobe Verhältnisse hinweisen. In den mittleren *sulcatus*-Schichten (= untere *planorbiformis*-Schichten bei BAJOR) zeigt sich ein Rückgang der Werte; in den oberen *sulcatus*-Schichten treten erneut sehr hohe Werte auf. Dieses hohe Niveau bleibt bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten hinein erhalten. Erst von da an zeigt sich ein deutlicher Rückgang der Werte des $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$ -Verhältnisses.

Daß die sauerstoffarmen Verhältnisse im Profundal des Steinheimer Sees in der *sulcatus*- und ersten Hälfte der *trochiformis*-Zeit auch mit eutrophen Verhältnissen in dieser Zeit zusammenhängen, wird auch durch das Phänomen der Bildung von Algenbiohermen im Gebiet des Zentralhügels (MENSINK 1984: 327) sowie der Anreicherung mit biogenem CO_2 (BAJOR 1965: 378) gestützt.

8. Schalenmorphologische Veränderungen

Wie im systematischen Teil im einzelnen beschrieben, weisen die Schalen einiger der gefundenen Ostrakodenarten im Profilverlauf betrachtet morphologische Veränderungen auf. Im Unterschied zu den oft nur bei genauer Betrachtung feststellbaren Größen- und Formveränderungen sind insbesondere die Veränderungen bei *Ilyocypris binocularis* und *Leucocythere esphigmena* sehr auffällig.

Die Veränderung der Skulpturtypen-Anteile bei *I. binocularis* wurde in Abb. 9 dargestellt und in Kap. 5 erläutert. Markant sind hierbei vor allem die kräftige Skulpturausprägung in der *trochiformis*-Zeit und deren Abschwächung in der darauf folgenden *oxystoma*-Zeit.

Die anhand der Biologie und Autökologie der Arten abgeleitete Interpretation der ökologischen Verhältnisse macht eine in dieser Zeit stattfindende Regression und anschließende Transgression auch vom Ostrakodenbefund her verständlich. Mit dem Rückgang des Seevolumens war sicherlich eine Zunahme der Konzentration der im Wasser gelösten Stoffe verbunden. Um nähere Anhaltspunkte über die mit der

Skulpturveränderung möglicherweise zusammenhängenden Faktoren zu gewinnen, bietet sich ein Vergleich mit den von BAJOR (1965) untersuchten chemischen Parametern der Sedimente der einzelnen *Gyraulus*-Schichten an.

Bei der Betrachtung des Verlaufs der verschiedenen Parameter in der Abfolge der *Gyraulus*-Schichten fällt auf, daß bei einigen Meßgrößen in den *sulcatus*- und *trochiformis*-Schichten deutliche Abweichungen gegenüber den übrigen Schichten auftreten.

Das Ca/Mg-Verhältnis zeigt bei genauer Betrachtung ein der Skulpturausprägung nahezu reziprokes Muster, d. h. bei hohen Ca/Mg-Werten ist der Anteil stark skulpturierter Klappen gering und umgekehrt. Tendenziell ähnliche Verlaufsmuster zeigen auch die Parameter Si, K, B und Fe. Das $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$ -Verhältnis weist ein zum Ca/Mg-Verhältnis nahezu spiegelbildliches Muster auf.

Dabei können die hohen Anteile der Skulpturtypen 3 und 4 der beiden Proben aus den *steinheimensis*-Schichten nicht als repräsentativ für die gesamte *steinheimensis*-Zeit gelten. Zudem ist die Schwankungsbreite des Ca/Mg-Verhältnisses nach BAJOR in diesen Schichten groß. Für die *sulcatus*-Schichten (= *sulcatus*- und *planorbiformis*-Schichten bei BAJOR) fand BAJOR zunächst ein Minimum, auf das ein kurzfristiger Anstieg und ein erneutes Minimum folgt. Demgemäß zeigt auch der Verlauf der Skulpturausprägung in den Proben der *sulcatus*-Schichten eine zunächst abnehmende und schließlich wieder zunehmende Tendenz.

Eine deutliche Entsprechung ergibt sich für die *trochiformis*-Zeit, in der meist sehr niedrige Ca/Mg-Werte gemessen wurden. Ihnen stehen hohe Anteile an Klappen mit kräftiger Skulptur gegenüber. Der sprunghaften Erhöhung des Ca/Mg-Wertes mit Beginn der *oxystoma*-Zeit und der fortlaufenden Konstanz hoher Werte in der *oxystoma*- und *revertens*-Zeit entspricht eine deutliche Reduktion der Skulpturausprägung und eine sukzessive Abnahme der Skulpturtypen 4, 3 und 2 bis hin zu ausschließlich höckerlosen Formen des Typ 1.

Das erneute Auftreten höckerbildender Formen in den *supremus*-Schichten kann aufgrund der geringen Teilprobenanzahl nicht als repräsentativ für die gesamte *supremus*-Zeit gewertet werden. Das Ca/Mg-Verhältnis weist hier hohe Werte auf, wenn auch in den unteren *supremus*-Schichten eine Probe mit einem geringen Wert auffällt.

Der Vergleich belegt eine gute Übereinstimmung der Ausprägung der Höcker-skulptur bei *I. binocularis* im Profilverlauf mit dem Verlaufsmuster einiger chemischer Meßgrößen und weist damit auf einen Zusammenhang der Skulpturausprägung mit den ökologischen Verhältnissen hin. Da mehrere Meßgrößen vergleichbare Verlaufsmuster aufweisen, läßt sich daraus auf keinen kausalen Zusammenhang zu einem der Faktoren schließen. Dies gilt auch für das hier genauer betrachtete Ca/Mg-Verhältnis.

Schließlich erhärtet auch der Verlauf der beschriebenen Skulpturveränderungen bei *L. esphigmena*, der in seinem zeitlichen Muster dem von *I. binocularis* vergleichbar ist, den festgestellten Zusammenhang.

9. Diskussion

9.1. Einordnung früherer Untersuchungen

Anhand der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung lassen sich die Angaben der beiden früheren Untersuchungen der Ostrakoden des Steinheimer Beckens von SIEBER (1905) und LUTZ (1965), denen Fundschichtangaben fehlen, gut einordnen.

SIEBER beschrieb insgesamt 8 Arten und bildete in Fig. 14 eine R einer als *Cypris*? bezeichneten Art ab. Diese stellt zweifellos *H. steinheimensis* in ihrer späten Ausprägung dar. Verbunden mit der Beschreibung einer höheren Form von *C. arida* (vgl. SIEBER 1905: Fig. 4.1.), dem Vorhandensein von *C. inaequalis* und der schalenmorphologischen Beschreibung sowie den Abbildungen von *L. esphigmena*, müssen seine Proben aus dem Bereich *trochiformis-oxystoma*-Schichten stammen. Hingegen weisen bei LUTZ das Fehlen hoher *C. arida*-Formen und der Art *C. inaequalis*, das häufige Auftreten von *H. steinheimensis*, deren Gehäuse in Dorsalansicht ein schnabelartig zulaufendes Vorder- und Hinterende aufweisen, die in ihren Abbildungen 24a–d abgebildeten Umrisskizzen von *L. esphigmena*-Klappen sowie die unklare Unterscheidung der weiblichen Klappen von *L. esphigmena* und *L. sieberi* darauf hin, daß sie Proben aus den mittleren bis oberen *sulcatus*-Schichten untersuchte. Die Unterschiede im Arteninventar sowie in den Beschreibungen von *L. esphigmena*, die zwischen den Untersuchungen von SIEBER und LUTZ bestehen, werden damit verständlich.

9.2. Beziehungen zu anderen Fundstellen

Nach SIEBERS Ergebnissen ist die Ostrakodenfauna des Steinheimer Beckens einmalig, denn es wurden keine bereits von anderen Fundstellen bekannten Arten gefunden. Auch LUTZ charakterisierte die Steinheimer Ostrakodenfauna als sehr eigen, die keinen Vergleich mit anderen tertiären Fundstellen ermögliche. Lediglich unter der Annahme, daß *P. steinheimensis* mit *C. compressa* identisch ist, weist ihr Befund eine Art auf, die auch anderenorts gefunden wurde. Hiermit ist aber keine stratigraphische Eingrenzung verbunden, weil *C. compressa* auch rezent vorkommt.

Ansichts der gerade bei den Candonen sehr problematischen Artabgrenzung sind auch die aus der vorliegenden Bearbeitung hervorgehenden Anknüpfungspunkte anhand von *P. steinheimensis* nur als erste Hinweise zu werten. Danach wurde die Art noch in der OSM (STAUB 1952, ZÖBELEIN 1985), in der Mydlovary-Schichtenfolge des südböhmischen Třeboň-Beckens (KHEIL 1964) und wahrscheinlich auch im Nördlinger Ries (DEHM et al. 1977) gefunden. Auch anhand der nur mit einer R nachgewiesenen und in ihrer Bestimmung unsicheren *C. cf. ratisbonensis* ergibt sich eine Verbindung zur OSM (vgl. LUTZ 1965). Weitere Übereinstimmungen mit Faunenelementen der OSM sind mit den sowohl von STRAUB (1952) als auch aufgrund des vorliegenden Materials nur ungenau abgrenzbaren *Heterocypris*-Arten *Heterocypris* sp. 1 und *Heterocypris* (?) sp. 2 gegeben. Mit der Ostrakodenfauna des Nördlinger Rieses sind ebenfalls außer der genannten *P. steinheimensis* mit *Ilyocypris* sp. und *P. gracilis* möglicherweise weitere Parallelitäten gegeben, die aber aufgrund der Mangelhaftigkeit des Materials aus dem Nördlinger Ries sowie der noch unzureichend untersuchten schalenmorphologischen Artmerkmale der betreffenden Gattungen nicht stärker gewichtet werden können. *P. gracilis* wurde zudem von KHEIL (1964) in der Mydlovary-Schichtenfolge des südböhmischen Třeboň-Beckens und von CARBONNEL (1969) im Bassin Sud du Lubéron, Cucuron-Gabaru (Obermiozän), nachgewiesen. *C. arida* wurde von MALZ & MOAYEDPOUR (1973) in miozänen Ablagerungen von Theobaldshof/Rhön gefunden. Die dortige Ostrakodengemeinschaft zeigt ansonsten aber keine Übereinstimmungen mit der des Steinheimer Beckens.

Schließlich sei noch auf die Bedeutung des wahrscheinlich einer Art der Gattung *Moenocypris* zugehörigen Schalenbruchstücks aus den unteren *sulcatus*-Schichten

hingewiesen. Arten dieser von TRIEBEL (1959) aufgestellten Gattung sind aus oligo- und miozänen Ablagerungen des Mainzer Beckens (TRIEBEL 1959, 1963) und aus obereozänen und oligozänen Ablagerungen des Hampshire-Beckens und Pariser Beckens (KEEN 1972) bekannt. Die von SIEBER (1905: Fig. 16.3.; Taf. 8, Fig. 23, 24) abgebildete *Cypris risgoviensis* aus obermiozänen Sanden des Scharbens bei Unteressendorf (OSM) entspricht in ihrer Größe und Form sowie im Muster ihres zentralen Schließmuskelfeldes der Gattung *Moenocypris*. Seiner abgebildeten Art vergleichbar sind nach SIEBER auch Exemplare von *Cypris risgoviensis* aus dem *Cypris*-Kalk von Nördlingen sowie eine im Randecker Maar gefundene große *Cypris*-Art. Von mir untersuchte *C. risgoviensis*-Exemplare aus dem Nördlinger Ries (Hainsfarth) zeigen ebenfalls eine gute Übereinstimmung mit *Moenocypris* in Größe und Form. Leider wurden bislang nur verkalkte, opake Gehäuse gefunden, die eine genaue Bestimmung nicht ermöglichen. Das Auffinden weiterer *Moenocypris* (?) sp.-Klappen im Steinheimer Becken, die ich aufgrund des Bruchstückfundes in den noch unzureichend untersuchten unteren *Gyraulus*-Schichten vermute, und das Auffinden besser erhaltener Exemplare von *C. risgoviensis* im Nördlinger Ries würden einen wichtigen Beitrag hinsichtlich der Altersstellung der Sedimente der beiden Meteoritenkrater liefern.

Interessant hinsichtlich der stratigraphischen Reichweite limnischer Ostrakodengattungen ist schließlich, daß die im Steinheimer Becken vorhandenen Arten *P. suborbicularis*, *C. inaequalis*, *P. gracilis* sowie die *Leucocythere*-Arten zu den jeweils ältesten bekannten Arten ihrer Gattung gehören.

9.3. Zur biostratigraphischen Gliederung der Steinheimer Sedimente

Gegenüber der erstmaligen Untergliederung der Steinheimer Sedimente anhand der Planorbiden von HILGENDORF (1867) stellt die jüngste Einteilung von MENSINK (1984) eine Vereinfachung in den Schichtbereichen *steinheimensis*- bis *oxystoma*-Schichten dar (vgl. Tab. 1). MENSINKS Einteilung, der ausschließlich die gut unterscheidbaren *Gyraulus*-Arten der Hauptreihe zugrunde liegen, wurde auch in der vorliegenden Untersuchung verwendet, allerdings mit zusätzlicher Abtrennung der *tenuis*-Schichten. Auf eine feinere Gliederung, bei der auch die Planorbiden der Nebenreihen berücksichtigt werden müßten, wurde wegen der schwierigen Unterscheidbarkeit dieser Arten verzichtet.

Wie der Vergleich des Ostrakodenbefundes mit der vorgenommenen Untergliederung belegt, besteht zwischen beiden eine gute Übereinstimmung. Es lassen sich an den *Gyraulus*-Schichtgrenzen, mit Ausnahme der *oxystoma-revertens*-Grenze, jeweils deutliche Veränderungen der Ostrakodengemeinschaft feststellen. Darüber hinaus bieten sich weitere Unterteilungsmöglichkeiten der *trochiformis*-, *sulcatus*- und *oxystoma*-Schichten an.

MENSINK konnte aufgrund zahlreicher, über einen großen Bereich des Steinheimer Beckens gestreuter Proben belegen, daß die Abfolge der *Gyraulus*-Arten der Hauptreihe faziesunabhängig ist. Ob dies auch für den hier gegebenen Ostrakodenbefund zutrifft, kann nur durch weitere Untersuchungen abgesichert werden. Dabei wäre wünschenswert, daß neben den Ostrakoden auch die Gastropoden der Planorbiden-Nebenreihen und die übrigen aquatischen Gastropoden genauer dokumentiert würden, um eine feinere biostratigraphische Unterteilung zu begründen.

9.4. Zur Interpretation der ökologischen Verhältnisse

Eine Übersicht über die derzeit bekannten Anwendungsmöglichkeiten von Ostrakoden für die paläobiologische und -ökologische Interpretation geben die Arbeiten von CARBONEL et al. (1988), DE DECKKER (1988), DE DECKKER & FORESTER (1988) und GUERNET & LETHIERS (1989).

Zur Rekonstruktion der Ökologie eines Sees können danach anhand der Ostrakoden mitunter Informationen über die Konstanz der Wasserführung, die Strömungsverhältnisse, die Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse, den Wasserchemismus sowie den Seentypus und den Zirkulationsmodus gewonnen werden. Zusammen mit Daten zur Morphometrie des Seebeckens sind schließlich auch Rückschlüsse auf das Klima möglich. Der Zugang zu den genannten Informationen erfordert eine Auswertung des Ostrakodenbefundes auf verschiedenen Betrachtungsebenen, nämlich der des Artenspektrums, der zöologischen Struktur, der Schalenmorphologie und des Schalenchemismus.

Die hier untersuchten Ostrakoden des Steinheimer Beckens bieten aufgrund ihrer Erhaltung und Häufigkeit gute Voraussetzungen für eine Analyse auf allen genannten Ebenen. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung konnten aber nur einige ökologische Aspekte, die sich aus der den Steinheimer Arten zugeordneten Biologie und Autökologie rezenter Vergleichsarten ergaben, behandelt werden und anhand der Betrachtung der limnologischen Kenngröße der reduzierten Tiefe die möglichen ökologischen Verhältnisse der *sulcatus*-Zeit präzisiert werden.

Es zeigte sich, daß die von MENSINK (1984) für die *trochiformis*-Zeit angegebene Regressionsphase sich auch in der Ostrakodenzusammensetzung in einem deutlichen Ansteigen der Individuendichten der als Litoralformen klassifizierten Arten, *P. steinheimensis* und *C. nitida*, widerspiegelt und daß die sich anschließende Transgressionsphase unmittelbar mit dem Beginn der *oxystoma*-Zeit zusammenfällt. Angesichts des gegenüber diesen Litoralformen nahezu gegenläufigen Häufigkeitsmusters von *P. gracilis* können auch die von MENSINK für die *steinheimensis*- und *oxystoma*-Zeit angegebenen ökologischen Verhältnisse im großen und ganzen bestätigt werden. Die bisherige ökologische Charakterisierung der *sulcatus*-Zeit bot aber wenige Anhaltspunkte für die Erklärung der sowohl bei der Gastropoden- als auch der Ostrakodenfauna gegenüber den in der *steinheimensis*- und *tenuis*-Zeit feststellbaren deutlichen Veränderungen.

Hier zeigte die Betrachtung der limnologischen Kenngröße der reduzierten Tiefe sowie des Verhältnisses von maximaler Seetiefe zu reduzierter Seetiefe, das anhand der Morphometrie des Seebeckens (REIFF 1976) und der Angaben zur Hydrologie (MENSINK 1984) errechnet werden konnte, sehr deutlich, daß in der *sulcatus*-Zeit höchstwahrscheinlich meromiktische Zirkulationsverhältnisse herrschten. Die damit verbundene Ausbildung eines sauerstoffarmen Profundals bietet eine plausible Erklärung für die mit Beginn und während der *sulcatus*-Zeit feststellbaren Veränderungen der Ostrakodengemeinschaft.

Eine Eutrophierung des Sees in dieser Zeit, die bereits WEILER (1934) vermutete und darauf das Massensterben von Fischen zurückführte, ist ebenfalls sehr wahrscheinlich. Auch BAJOR (1965: 378) deutete dies bei der Interpretation der δC^{13} -Werte an, wenngleich er in seinen Schlußfolgerungen von einer guten Durchlüftung während der gesamten Sedimentationsdauer spricht. Für eine zunehmende Eutrophierung, im Sinne einer Zunahme der Primärproduktion aufgrund zunehmender Nährstoffanreicherung, spricht auch die Bildung von Algenbiohermen im Gebiet des

Zentralhügels (MENSINK 1984: 327), der in der *sulcatus*-Zeit überflutet war, sowie die von BAJOR (1965: 378) genannte Anreicherung mit biogenem CO₂. Man sollte sich bei diesen Überlegungen vergegenwärtigen, daß nach SCHARF (1987) die Eutrophierung eines Sees natürlicherweise in einem Zeitraum von Jahrtausenden verläuft und im wesentlichen von der Hydrologie und Morphometrie des Sees sowie der Größe seines Einzugsgebietes abhängig ist, aus dem Nährstoffe in den See eingetragen werden.

Weiterhin ökologisch unzureichend charakterisiert bleiben die *revertens*- und *supremus*-Zeit. Hier eröffnete der durch unzureichendes Probenmaterial und eine schlechte Ostrakodenausbeute geprägte Befund kaum weitergehende Möglichkeiten. Die mit Beginn der *supremus*-Zeit wieder feststellbaren schalenmorphologischen Veränderungen bei *I. binocularis* und *L. esphigmena* sind jedoch deutliche Anzeichen dafür, daß hier erneut tiefgreifende Änderungen der ökologischen Verhältnisse stattgefunden haben müssen.

9.5. Höckerskulptur von *Ilyocypris binocularis*

Das Vorkommen von Individuen mit höckerigen und solchen mit höckerlosen Schalen derselben Art, wie es für *I. binocularis* dokumentiert wurde, ist auch von anderen Ostrakodenarten bekannt. Am ausführlichsten wurde dies bei der rezenten *Cyprideis torosa* (JONES) untersucht (HIRSCHMANN 1909, 1912; SCHÄFER 1953; HARTMANN 1964; VESPER 1972a, b; KILENYI 1972; DELLING 1981). Dabei zeigte sich, daß diese ursprünglich marine Art in marinem Milieu höckerlose Schalen besitzt und mit abnehmendem Salzgehalt im Brackwasser zunehmend häufiger höckerige Formen vorkommen. VESPER (1972b) gibt für das Auftreten dieser Formen einen Salinitätsbereich von 1,8–14,5‰ an. DELLING (1981) stellte neben diesem am häufigsten genannten Zusammenhang zur Salinität, wofür er allerdings eine positive Korrelation zur Höckerausprägung fand, auch Beziehungen zum pH-Wert und O₂-Gehalt fest. PEYPOUQUET (1977, aus CARBONEL et al. 1988) hält die Salinität nur für den limitierenden Faktor und vermutet als wesentliche Einflußgröße einen hohen Gehalt an organischen Stoffen.

Das Phänomen der Höckerbildung ist aber auch von Süßwasserarten bekannt. FASSBINDER (1912) stellte eine Höckerausprägung bei Individuen von *Cypris pubera* fest, die in Gefäßen gehalten wurden, in denen es aufgrund der Verdunstung des Wassers zur Kalkanreicherung kam, und die mit Schneckenfleisch gefüttert wurden. Er führte die Höckerausprägung, die durch Freilandfunde bislang nicht belegt ist, auf die kalkreiche Nahrung und das kalkhaltige Wasser zurück.

Bei Arten der limnischen Gattung *Ilyocypris* kommt Höckerskulptur häufig vor. Für *I. bradyi* vermuten DIEBEL & PIETRZENIUK (1975) den verglichen mit *C. torosa* umgekehrten Zusammenhang zur Salinität, da sie bei erhöhtem Salzgehalt vermehrt höckerige Formen fanden.

So könnte auch der Befund von *I. binocularis* bei erster Betrachtung interpretiert werden, der auffallend hohe Anteile höckeriger Formen in der *trochiformis*-Zeit ausweist, in der wegen des stark reduzierten Wasserkörpers sicherlich ein erhöhter Salzgehalt vorhanden war. Der Vergleich mit den von BAJOR (1965) untersuchten Parametern zeigte aber, daß der Veränderung der Anteile an Formen unterschiedlicher Höckerausprägung auch Parameter wie das Ca/Mg-Verhältnis, aber auch der Gehalt an Si, K, B, Fe und das Fe²⁺/Fe³⁺-Verhältnis in ihrer Veränderungstendenz ent-

sprechen. Außerdem ist angesichts der oben dargestellten ökologischen Verhältnisse davon auszugehen, daß die in der *sulcatus*-Zeit einsetzenden Eutrophierungserscheinungen eine zunehmende Belastung mit organischen Stoffen mit sich brachten, so daß insgesamt ein breites Spektrum von möglichen Einflußgrößen gegeben ist. Unklar bleibt schließlich die Bewertung der ebenfalls hohen Anteile an höckerigen Formen in der *steinheimensis*-Zeit, die allerdings nur sehr unzureichend analysiert werden konnte.

Wenn damit auch kein unmittelbarer, kausaler Zusammenhang zu einem der genannten Faktoren gegeben ist, zeigt dieser Befund doch, daß das Auftreten höckeriger Formen in einem Zusammenhang mit Milieuveränderungen steht. Die sich damit ergebende, entscheidende Frage bleibt jedoch die nach dem Wirkungsmechanismus.

VAN MORKHOVEN (1962: 44–46) unterschied einen phänotypischen und genotypischen Mechanismus und interpretiert die Höckerausbildung bei *C. torosa* als auf ersterem, die bei Arten der Gattung *Ilyocypris* als auf letzterem beruhend. Damit wird angenommen, daß bei *C. torosa* eine unmittelbare Steuerung der Höckerausbildung durch exogene Faktoren, die beim Klappenbildungsprozeß wirksam werden, stattfindet, während bei *Ilyocypris*-Arten dafür genetische Grundlagen vorliegen.

KILENYI (1972), der den Sachverhalt für *C. torosa* ausführlich diskutiert und dabei auf die Position der Höcker und das Spektrum der Erscheinungsformen zum gleichen Zeitpunkt hinweist, interpretiert die Existenz höckertragender und höckerloser Formen bei *C. torosa* als auf genetischem Polymorphismus basierend.

Darunter versteht man nach SPERLICH (1988) die Erscheinung, daß in einer Population ständig mehrere verschiedene, distinkt unterscheidbare Formen nebeneinander vorkommen, deren Unterschiede erblich sind. Die Grundlage hierfür kann im einfachsten Fall ein Gen sein, von dem mehrere Allele in einer Population vorkommen. Wahrscheinlicher ist aber eine komplexere Determination. Genetischer Polymorphismus ist keine genetische Besonderheit, sondern „... bei genügend genauer Untersuchung würden sich wohl bei der Großzahl aller tierischer und pflanzlicher Populationen ... viele Eigenschaften finden lassen, die genetisch polymorph sind“ (SPERLICH 1988: 153). Bekannte Beispiele für „morphologischen Polymorphismus“ sind die menschliche Haar- und Hautfarbe, die Irisfärbung sowie das Vorkommen gebänderter und ungebänderter Formen bei den beiden Gastropodenarten *Cepaea nemoralis* und *Cepaea hortensis*. Ein Musterbeispiel dafür, wie schnell auf einer derartigen genetischen Grundlage Anpassungen an Umweltveränderungen vollzogen werden können, ist die Erscheinung des Industriemelanismus bei *Biston betularia* in Großbritannien.

Einen Beleg für das Vorkommen genetischen Polymorphismus auch bei Ostrakoden erbrachten kürzlich SYWULA & GEIGER (1990). Ihre Allozym-Untersuchungen an *Cytherissa lacustris* zeigten, daß sich Individuen mit glatten Schalen von solchen mit höckertragenden Schalen auch im Allozymmuster unterscheiden. Diese auf Proteinebene (Allozyme = Enzymproteine, die von Allelen eines Locus kodiert werden) festgestellten Unterschiede reflektieren Unterschiede in den entsprechenden Strukturgenen.

Ich halte auch zur Erklärung des Höckerphänomens bei *I. binocularis* die Annahme eines genetischen Polymorphismus für die wahrscheinlichste. Es bleibt populationsgenetischen Untersuchungen an Populationen rezenter Vergleichsarten vorbehalten, diese Hypothese zu überprüfen.

Versteht man die Variabilität der Höckerskulptur als auf genetischem Polymorphismus basierend, stellt sich schließlich die Frage nach dem Selektionsvorteil, den höckerige *Ilyocypris*-Formen gegenüber höckerlosen unter den oben beschriebenen Umweltbedingungen haben könnten.

Wenn *Ilyocypris*-Arten primär das Sediment kühler, sauerstoffreicher Habitate bewohnen und höckerlose Schalen aufweisen, könnte die Potenz zur Höckerausprägung als Anpassung an wärmere, sauerstoffärmere Habitate interpretiert werden. *I. inermis* wäre ein Beispiel einer kaltstenothermen, höckerlosen Art, die im Bodensediment lebt und nicht schwimmen kann, *I. gibba* und *I. monstifica* Beispiele für polythermophile, höckerausbildende Arten, die sich am Boden aber auch auf Pflanzen im freien Wasser aufhalten und schwimmen können. Könnten die Höcker eine stabilere Schwimmlage mit sich bringen? Verringern sie möglicherweise die Einsinktiefe in schlammiges Substrat? Eigenschaften, die bei eutrophen, im Bodenschlamm sauerstoffarmen Verhältnissen sicherlich vorteilhaft sind. In diesem Zusammenhang ist interessant, daß auch *Ilyocypris* sp. in der *sulcatus*-Zeit z. T. höckerige Schalen aufweist.

In der *steinheimensis*-Zeit, in der beide *Ilyocypris*-Arten vorkommen, scheint dagegen *I. binocularis* trotz für diese Zeit anzunehmender oligotropher Verhältnisse einen hohen Anteil höckeriger Formen aufzuweisen, während in den *oxystoma*- und *revertens*-Schichten, in denen *Ilyocypris* sp. fehlt, meist nur höckerlose *I. binocularis*-Schalen gefunden wurden. Sind die hohen Anteile an höckerigen *I. binocularis*-Schalen in der *steinheimensis*-Zeit möglicherweise auf interspezifische Konkurrenz mit *Ilyocypris* sp. zurückzuführen? *Ilyocypris* sp. war in dieser Zeit meist dominant.

Diese Überlegungen zeigen, daß zur Aufklärung der Bedeutung des Höckerphänomens bei *Ilyocypris*-Arten neben den erwähnten populationsgenetischen Untersuchungen auch funktionsmorphologische Betrachtungen und synökologische Untersuchungen an rezentem Material erforderlich sind.

9.6. Die *Leucocythere*-Arten des Steinheimer Sees

Die Gattungszugehörigkeit der Limnocytherinen des Steinheimer Sees bleibt unsicher. Die vorgenommene Zuordnung erfolgte aufgrund der besseren Übereinstimmung von *L. immigrata* mit den von DANIELOPOL et al. (1989) genannten Schalenmerkmalen für die Gattung *Leucocythere*. *L. sieberi* und *L. esphigmena* wurden wegen des postulierten phylogenetischen Zusammenhangs mit *L. immigrata* ebenfalls dieser Gattung zugeordnet, obwohl vor allem *L. esphigmena* in ihrer typischen Ausprägung die angeführten Gattungsmerkmale nicht mehr erfüllt. Die für *L. esphigmena* dokumentierte große Variabilität im Profilverlauf wirft damit grundlegende Probleme bezüglich der Gattungscharakterisierung bei den Limnocytherinae auf. Dies gilt vor allem angesichts der festgestellten Variabilität des Schloßbereichs, dem großer gattungsdiagnostischer Wert zukommt. Eine Revision der Gattungen der Limnocytherinae unter Einbeziehung weiterer Schalenmerkmale ist deshalb vonnöten.

Die für den *Leucocythere*-Befund gegebene Interpretation eines Speziationsereignisses (Speziationshypothese) in der mittleren *sulcatus*-Zeit gründet sich auf die in den unteren bis mittleren *sulcatus*-Schichten ausschließlich vorgefundenen, einen „Zwischenformcharakter“ zwischen *L. sieberi* und *L. esphigmena* aufweisenden Klappen. Sie wurden als veränderte *L. immigrata*-Klappen interpretiert, zumal sich

mit Beginn der *sulcatus*-Zeit auch bei anderen Ostrakodenarten (*I. binocularis*, *Ilyocypris* sp., *H. steinheimensis*) merkbliche Veränderungen einstellten.

Eine zweite Hypothese könnte davon ausgehen, daß in der *sulcatus*-Zeit bisher nicht vorhandene Limnocytherinen neu in den See gelangten (Einwanderungshypothese). Eine erste denkbare Variante dieser Hypothese wäre, daß sowohl *L. esphigmena* als auch *L. sieberi* neu in den See gelangten und *L. immigrata* ausstarb. Als zweite Variante könnte angenommen werden, daß nur *L. esphigmena* neu in den See kam und *L. immigrata* und *L. sieberi* identisch sind. Für diese Art bestünde in den unteren bis mittleren *sulcatus*-Schichten eine Nachweislücke, und die als *L. immigrata*-Formen interpretierten Klappen der unteren *sulcatus*-Schichten entsprächen bei dieser Vorstellung *L. esphigmena* in ihrer ursprünglichen Ausprägung.

Beide Varianten der Einwanderungshypothese halte ich für weniger wahrscheinlich als die Speziationshypothese. Die Klappen der unteren *sulcatus*-Schichten zeigen nicht nur intermediäre Merkmale, sondern ihre Ausprägung ist auch sehr heterogen. Es finden sich darunter z. T. abnorm erscheinende Formen sowie Formen mit nahezu glatter, nicht retikulierter Schalenoberfläche, so daß insgesamt der Eindruck einer hier stattfindenden „Experimentierphase“ entsteht. Zudem drückt sich auch hier der Geschlechtsdimorphismus wie bei *L. immigrata*-Populationen der *steinheimensis*-Schichten in einem Längenunterschied der Klappen aus, während er sich bei *L. sieberi* und *L. esphigmena* in einem Höhenunterschied manifestiert.

Mit Hilfe vergleichender Untersuchungen von feineren Merkmalen (z. B. Porenkanalmuster) sowie Varianzanalysen einzelner Schichtpopulationen der *Leucocythere*-Arten wird diese Hypothese näher zu prüfen sein. Darüber hinaus wäre wünschenswert, wenn weiteres Probenmaterial aus den tieferen Schichtbereichen sowie den unteren bis mittleren *sulcatus*-Schichten auch aus anderen Beckenbereichen untersucht werden könnte.

Die sehr auffälligen Veränderungen der Schalenmorphologie bei *L. esphigmena* im Profilverlauf wurden in Kap. 5 beschrieben. Die in den *trochiformis*-Schichten am markantesten ausgeprägten Klappen mit sehr kräftig ausgebildeten Schloßstrukturen und einer dorsalen Einbuchtung veranlaßten DANIELOPOL et al. (1990), diese als Musterbeispiel eines funktionsmorphologischen Carapax-Modells zu beschreiben. Bei dieser holistischen Betrachtung wird die Gesamtfunktion des Carapax, die darin besteht, den Körper des Tieres zu schützen und als Träger sensorischer Elemente die Integration in seine Umwelt zu gewährleisten, in verschiedene Funktionselemente untergliedert. Für die Betrachtung der statischen Verhältnisse des Carapax wird die Statik einer Brücke als Analogon herangezogen. Die daraus für den Carapax von *L. esphigmena* resultierenden Erkenntnisse zeigen, daß eine Veränderung eines der Funktionselemente aufgrund seiner funktionellen Integration die Veränderung weiterer Funktionselemente nach sich ziehen muß, soll die Gesamtfunktion erhalten bleiben. Die besonders in der *trochiformis*-Zeit schwach kalzifizierten Klappen von *L. esphigmena* können demnach ihre Funktion, der Körperlast standzuhalten, nur erfüllen, wenn entsprechende Funktionselemente wie der Dorsalrand und die Schloßstrukturen oder die Verwachsungszonen der Innenlamellen verstärkt werden. Ein Zusammenhang der Ausprägungsstärke dieser Elemente kann im Profilverlauf festgestellt werden, woraus sich auch die Auffälligkeit der Veränderungen erklärt. Sie sind wahrscheinlich auf unterschiedliche Kalzifizierung zurückzuführen. Gerade für die *trochiformis*-Zeit werden von BAJOR (1965) auch die niedrigsten Werte für das Ca/Mg-Verhältnis angegeben.

L. sieberi-Klappen, die DANIELOPOL et al. (1990) für die männlichen Klappen von *L. esphigmena* hielten, sind demgegenüber stärker kalzifiziert und weisen auch nicht derart starke Veränderungen im Profilverlauf auf. Dies gibt Anlaß zur Annahme, daß ein wesentlicher Punkt, der zur Aufspaltung der *L. immigrata*-Population in den unteren *sulcatus*-Schichten geführt haben kann, Abweichungen im Kalzifizierungsprozeß betreffen können.

Näher zu untersuchen bleibt schließlich die in den *oxystoma*- und *revertens*-Schichten festgestellte Größenreduktion von *L. esphigmena*, wobei die männlichen Klappen eine noch erheblich stärkere Verkleinerung aufweisen als die weiblichen. Da es sich bei den vermessenen Exemplaren um die jeweils größten der untersuchten Schichtpopulation handelt und die männlichen Klappen über die charakteristische Lateralausbuchtung im hinteren Klappenteil verfügen, die auf den Kopulationsapparat zurückgeführt wird, gehe ich davon aus, daß es sich um Klappen adulter Tiere handelt. Diese Annahme müßte aber durch eine ausführliche Betrachtung der Ontogeniestadien unter Einbeziehung feinerer Strukturmerkmale überprüft werden.

9.7. Schlußbetrachtung

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung machen deutlich, daß dem Steinheimer Becken auch hinsichtlich seiner Ostrakodenfauna ein hoher Stellenwert als Fossilienfundstätte beizumessen ist. Das massenhafte Vorkommen gut erhaltener Ostrakodenschalen ermöglicht eine weitergehende Charakterisierung der Arten, in die auch Betrachtungen der Ontogeniestadien sowie Varianzanalysen einbezogen werden können. Sie sind damit in ihren Untersuchungsmöglichkeiten mit rezentem Schalenmaterial vergleichbar.

Die Charakterisierung limnischer Ostrakodenarten anhand ihrer Schalen ist verglichen mit der mariner Arten problematischer, da sie aufgrund schwächerer Kalzifizierung leichter zerbrechen und wegen meist adonter Schloßverhältnisse und glatter Schalenoberflächen merkmalsärmer sind. Dies ist auch ein Grund dafür, weshalb sie für viele Gattungen noch sehr unzureichend erfolgt ist. Ein Vergleich fossiler, limnischer Ostrakoden mit rezenten Arten ist besonders wichtig, weil letztere anhand von Körpermerkmalen eine verlässliche Artbestimmung ermöglichen, wodurch die Voraussetzung für das Auffinden auch feiner artspezifischer Schalenmerkmale geschaffen werden kann. Den gut charakterisierbaren Ostrakodenschalen des Steinheimer Beckens kommt bei der Übertragung solcher Erkenntnisse auf fossiles Material eine wichtige Funktion zu, zumal hier auch einige Arten vorkommen, die zu den bislang ältesten bekannten ihrer Gattung zählen.

Trotz der Unzulänglichkeiten, die dieses sich noch im Aufbau begriffene Instrumentarium besitzt, konnte die vorliegende Untersuchung erste stratigraphische Hinweise liefern und einen Beitrag zur Ökologie des Steinheimer Sees leisten. Die sich aufdrängende Parallelität hinsichtlich schalenmorphologischer Veränderungen bei Arten der Gastropoden- und Ostrakodenfauna belegt, daß diese Änderungen als Reaktionen auf die Änderung der ökologischen Verhältnisse zu verstehen sind. Demgegenüber unterstreicht GORTHNER (1990) die Bedeutung der über einen langen Zeitraum konstanten ökologischen Verhältnisse („Langzeitbiotop“) für die Ausbildung komplexer Schalenskulptur bei Gastropoden, da keine der von ihm diskutierten Haupthypothesen, die Wellenschlaghypothese, die Salinitätshypothese und die Koevolutionshypothese, eine befriedigende Erklärung dieser Erscheinung bietet. Der Ostrakodenbefund zeigt, daß die Reaktion auf Umweltveränderungen von Art

zu Art sehr unterschiedlich sein kann. Eine generelle Aussage zum Wirkungsmechanismus aller feststellbaren Veränderungen halte ich daher nicht für möglich. Bei der Interpretation müssen vielmehr die spezifischen Eigenschaften hinsichtlich der Variabilität und Plastizität der jeweiligen Art berücksichtigt werden.

In vorliegender Untersuchung konnten nicht alle Auswertungsmöglichkeiten Anwendung finden. Die Aussagemöglichkeiten bleiben auch deshalb beschränkt, weil im Unterschied zu MENSINKS Untersuchung keine Parallelproben gleicher Schichtbereiche aus unterschiedlichen Beckenbereichen zur Verfügung standen und auch die Probenmenge und -qualität der unteren und oberen Schichtbereiche unzureichend war.

Die Ostrakoden und Gastropoden reflektieren als hololimnische Organismen die ökologischen Verhältnisse und ihre Veränderung und damit die Geschichte des Steinheimer Sees. Hiermit sind nicht nur die abiotischen Verhältnisse und ihre Veränderung, sondern auch die biotischen und synökologischen gemeint. Letztere wurden bislang kaum in Betracht gezogen und sind auch im Rezenten noch unzureichend untersucht. Gerade für interspezifische Beziehungen zwischen Ostrakoden- und Gastropodenarten gibt es aber einige Beispiele (DESCHIENS et al. 1953, DESCHIENS 1954, LO 1967, SOHN & KORNICKER 1972, 1975, JANZ 1988: 96–97), und es ist unvorstellbar, daß die einzelnen Glieder der Biozönose des Steinheimer Sees nicht in enger Wechselwirkung zueinander standen. Die überaus reichhaltige Überlieferung von Ostrakoden- und Gastropodenschalen ermöglicht hier eine weitergehende Rekonstruktion der Geschichte eines tertiären Kratersees. Allein schon die Einzel- und Bruchstückfunde von Ostrakodenschalen weisen darauf hin, daß diese Informationsquelle dabei noch längst nicht ausgeschöpft ist.

10. Literatur

- ABSOLON, A. (1973): Ostracoden aus einigen Profilen spät- und postglazialer Karbonatablagerungen in Mitteleuropa. — Mitt. Bayer. Staatssaml. Paläont. hist. Geol., **13**: 47–94, 40 Abb., 2 Tab., 1 Taf.; München.
- ADAM, K. D. (1980): Das Steinheimer Becken — eine Fundstätte von Weltgeltung. — Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **135**: 32–144, 66 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- ALM, G. (1916): Monographie der Schwedischen Süßwasser-Ostracoden nebst systematischen Besprechung der Tribus Podocopa. — Zool. Bidrag. Uppsala, **4**: 1–248, 95 Textfig., 1 Taf.; Uppsala.
- BAJOR, M. (1965): Zur Geochemie der tertiären Süßwasserablagerungen des Steinheimer Beckens, Steinheim am Albuch (Württemberg). — Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **7**: 355–386, 15 Abb., 4 Taf., 11 Tab.; Freiburg i. Br.
- CARBONEL, P., COLIN, J.-P., DANIELOPOL, D. L., LÖFFLER, H. & NEUSTRUEVA, J. (1988): Paleoeology of limnic ostracodes; a review of some major topics. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **62**: 413–461; Amsterdam.
- CARBONNEL, G. (1969): Les ostracodes du Miocène Rhodanien: systematique, biostratigraphie écologique, paléobiologie. — Docum. Lab. Géol. Lyon, **32/1–2**: 1–469, 48 Abb., 16 Taf., 57 Tab.; Lyon.
- DANIELOPOL, D. L. (1980): Deux espèces hypogés du genre *Candonopsis* (Ostracoda, Candoninae) du Sud de la France et du Cuba. — Vie Milieu, **30/3–4**: 315–323; Paris.
- DANIELOPOL, D. L., MARTENS, K. & CASALE, L. M. (1989): Revision of the genus *Leucocythere* KAUFMANN, 1892 (Crustacea, Ostracoda, Limnocytheridae), with the description of a new species and two new tribes. — Bull. kon. belg. Inst. Natuurwet. Biol., **59**: 63–94, 13 fig.; Brüssel.
- DANIELOPOL, D. L., OLTEANU, R., LETE, C. & CARBONEL, P. (1990): Carapace morphology of *Cytherissa lacustris* (Cytherideidae): Its interest for the systematics and the phylo-

- geny of the group. — Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux, 47: 27–53, 15 fig.; Bordeaux.
- DE DECKKER, P. (1988): An account of the techniques using ostracodes in palaeolimnology in Australia. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 62: 463–475; Amsterdam.
- DE DECKKER, P. & FORESTER, R. M. (1988): The use of ostracodes to reconstruct continental palaeoenvironmental records. — In: DE DECKKER, P., COLIN, J.-P. & PEYPOUQUET, J.-P. (eds.): Ostracoda in the earth sciences: 175–199; Amsterdam (Elsevier).
- DEHM, R., GALL, H., HÖFLING, R., JUNG, W. & MALZ, H. (1977): Die Tier- und Pflanzenreste aus den obermiozänen Riesee-Ablagerungen in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. — Geologica Bavarica, 75: 91–109, 1 Beil., 1 Tab.; München.
- DELLING, D. (1981): Eutrophierungseffekte an Ostracodengemeinschaften oligohaliner Gewässer Norddeutschlands. — Diss. Univ. Kiel, 265 S., 44 Abb., 67 Tab., 44 Taf.
- DESCHIENS, R. (1954): Mécanisme de l'action léthale de *Cypridopsis hartwigi* sur les mollusques vecteurs des bilharzioses. — Bull. Soc. Pathol. exot., 47: 399–401; Paris.
- DESCHIENS, R., LAMY, L. & LAMY, H. (1953): Sur un ostracode prédateur de bullins et de planorbes. — Bull. Soc. Pathol. exot., 46: 956–958; Paris.
- DIEBEL, K. & PIETRZENIUK, E. (1975): Ostracoden aus dem holozänen Travertin von Bad Langensalza. — Quartärpaläontologie, 1: 27–55, 4 Abb., 6 Taf.; Berlin.
- FAHLBUSCH, V. (1981): Miozän und Pliozän — Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 21: 121–127, 1 Tab.; München.
- FASSBINDER, K. (1912): Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden. — Zool. Jb., Anatomie, 32/4: 533–576, 1 Abb., 2 Taf.; Jena.
- FREELS, D. (1980): Limnische Ostrakoden aus Jungtertiär und Quartär der Türkei. — Geol. Jb., B, 39: 3–169, 2 Abb., 2 Tab., 18 Taf.; Hannover.
- GORTHNER, A. (1988): Makroevolution in Langzeitseen. — Eclogae geol. Helv., 81/3: 915–921, 2 Fig., 1 Tab.; Basel.
- (1990): Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeitseen. Mit einem Beitrag zur Paläobiologie von *Gyraulus „multiformis“* im Steinheimer Becken. — Diss. Univ. Tübingen, 186 S., 56 Abb., 27 Tab., 10 Taf. — [Manuskript]
- GORTHNER, A. & MEIER-BROOK, C. (1985): The Steinheim Basin as paleo-ancient lake. — In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and Evolutionary Cycles. — Lecture Notes in Earth Sciences, 1: 322–334, 7 Fig., 1 Tab.; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).
- GOTTSCHECK, F. (1920): Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. — Jen. Z. Naturwiss., (NF 49) 56: 155–216, 3 Taf., 8 Abb.; Jena.
- GREGOR, H.-J. (1983): Die miozäne Blatt- und Frucht-Flora von Steinheim am Albuch (Schwäbische Alb). — Documenta naturae, 10: 1–45, 8 Abb., 4 Tab., 4 Taf.; München.
- GROSCHOPF, F. & REIFF, W. (1966): Ergebnisse neuerer Untersuchungen im Steinheimer Becken (Württemberg). — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, 121: 155–168, 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- (1969): Das Steinheimer Becken. Ein Vergleich mit dem Ries. — Geologica Bavarica, 61: 400–412, 6 Abb.; München.
- (1971): Es war ein Meteoreinschlag. Ergebnis der Bohrungen im Steinheimer Becken. — Kosmos, 67: 520–525; Stuttgart.
- GUERNET, C. & LETHIERS, F. (1989): Ostracodes et recherche des milieux anciens: possibilité et limites. — Bull. Soc. géol. France, 8. sér., 5/3: 577–588, 1 Taf., 7 Abb.; Paris.
- HARTMANN, G. (1964): Das Problem der Buckelbildung auf Schalen von Ostracoden in ökologischer und historischer Sicht (mit Bemerkungen zur Fauna des Trasimenischen Sees). — Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., 61 (Kosswig-Festschrift): 59–66, 1 Taf.; Hamburg.
- HARTMANN, G. & PURI, H. S. (1974): Summary of neontological and paleontological classification of Ostracoda. — Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., 70: 7–73; Hamburg.
- HEIZMAN, E. P. J. (1973): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. Teil V. Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie Ergän-

- zungen und Nachträge zu den Mustelidae. — *Palaeontographica*, Suppl. 8: 1–95, 4 Taf., 34 Abb.; Stuttgart.
- HILLER, D. (1971): Untersuchungen zur Biologie und zur Ökologie limnischer Ostracoden aus der Umgebung von Hamburg. — Diss. Univ. Hamburg, 189 S., 24 Abb., 34 Tab.
- HILGENDORF, F. (1867): Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. — Monatsber. k. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1866: 474–504, 1 Taf.; Berlin.
- HIRSCHMANN, N. (1909): Beitrag zur Kenntnis der Ostracodenfauna des Finnischen Meerbusens: 1. — Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica, 35: 282–296, 1 Taf.; Helsingfors.
- (1912): Beitrag zur Kenntnis der Ostrakodenfauna des Finnischen Meerbusens: 2. — Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 36/2: 1–68, 3 Taf., 15 Abb.; Helsingfors.
- JANZ, H. (1983): Die Ostracoden (Crustacea) des Schönbuchs bei Tübingen. — Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, 138: 245–259, 9 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- (1988): Untersuchung über die Zusammensetzung der Bodenfauna von Fallaubtümpeln im Naturpark Schönbuch in Abhängigkeit vom Zersetzungsgrad des Rotbuchenlaubs. — Diss. Univ. Tübingen, 200 S., 24 Abb., 42 Tab.
- KEEN, M. C. (1972): The Sannoisian and some other Upper Palaeogene Ostracoda from North-West Europe. — *Palaeontology*, 15/2: 267–325, 13 Abb., 12 Taf.; London.
- KHEIL, J. (1964): Die Ostrakoden der Mydlovary-Schichtenfolge im Südböhmischen Treboň-Becken. — Sbornik Geologickch Ved., Paleontologie, rada P, 4: 7–46, 13 Abb., 4 Taf.; Prag.
- KILENYI, T. I. (1972): Transient and balanced genetic polymorphism as an explanation of variable nodding in the ostracode *Cyprideis torosa*. — *Micropaleontology*, 18/1: 47–63, 9 fig., 1 tab., 1 pl.; New York.
- KLIE, W. (1938): Krebstiere oder Crustacea III: Ostracoda, Muschelkrebse. — In: DAHL, F.: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. 34: 1–230, 786 Abb.; Jena (G. Fischer).
- KRSTIĆ, N. (1976): Variability of Candoninae Adductor Scars. — Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF) 18/19 (Suppl.): 309–314, 60 fig.; Hamburg.
- LO, C.-T. (1967): The inhibiting action of ostracods on snail cultures. — *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 86/4: 402–405; Lancaster.
- LÖFFLER, H. & DANIELOPOL, D. L. (1978): Ostracoda (Cyprididae). — In: ILLIES, J. (Hrsg.): Limnofauna Europaea. 196–208; Stuttgart (G. Fischer).
- LÜTTIG, G. (1962): Zoologische und paläontologische Ostracoden-Systematik. — *Paläont. Z.*, 36 (H. SCHMIDT-Festband): 154–184, 2 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- LUTZ, A.-K. (1965): Jungtertiäre Süßwasser-Ostracoden aus Süddeutschland. — *Geol. Jb.*, 82: 271–330, 30 Abb., 1 Taf.; Hannover.
- MALLWITZ, J. (1984): Untersuchungen zur Ökologie litoraler Ostracoden im Schmal- und Lüttauersee (Schleswig-Holstein, BRD). — *Arch. Hydrobiol.*, 100/3: 311–339, 16 Abb., 4 Tab.; Stuttgart.
- MALZ, H. (1976): *Heterocypris* vel *Cyprinotus*? Ist die Morphologie des Gehäuses entscheidend für die Bestimmung rezenter Ostracoden-Gattungen? — *Senck. leth.*, 57/2–3: 185–199, 1 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Frankfurt.
- MALZ, H. & MOAYEDPOUR, E. (1973): Miozäne Süßwasser-Ostracoden aus der Rhön. — *Senck. leth.*, 54/2–4: 281–309, 5 Abb., 5 Taf.; Frankfurt.
- MAYER, G. (1976): Württembergische Paläontologen, vorzügliche Liebhaber (Sammler, Förderer, Popularisatoren, Präparatoren), die im Catalogus bio-bibliographicus von Lambrecht und Quenstedt (1938) fehlen. — *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg*, 131: 50–124, 17 Abb., 6 Taf.; Stuttgart.
- MEHES, G. (1907): Beiträge zur Kenntnis der pliozänen Ostrakoden Ungarns. 1: Die Cypridaeen der unterpannonischen Stufe. — *Földtani Közlöny*, Suppl., 37/12: 495–536, 4 Taf.; Budapest.
- MEISCH, C. (1984): Revision of the recent Western Europe species of the Genus *Potamocypris* (Crustacea, Ostracoda). Part I: Species with short swimming setae on the second antennae. — *Trav. Sci. Mus. Hist. Nat. Luxembourg*, 3: 1–55; Luxembourg.
- (1988): Ostracodes récoltés à Paris. Avec une clef pour la détermination des espèces européennes du genre *Ilyocypris* (Crustacea, Ostracoda). — *Bull. Soc. Naturalistes luxemb.*, 88: 145–163, 6 Abb.; Luxembourg.

- MENSINK, H. (1984): Die Entwicklung der Gastropoden im miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). — *Palaeontographica*, Abt. A, **183/1–3**: 1–63, 10 Taf., 29 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- MILLER, K. (1900): Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns. — *Jh. Ver. Vaterl. Naturkde. Württemberg*, **56**: 385–406, 1 Taf.; Stuttgart.
- NÜCHTERLEIN, H. (1969): Süßwasserostracoden aus Franken. Ein Beitrag zur Systematik und Ökologie der Ostracoden. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **54/1**: 223–287, 37 Abb.; Berlin.
- PETKOVSKI, T. K. (1969): Über die Notwendigkeit einer Revision der Süßwasser-Ostracoden Europas. — *In*: NEALE, I. W. (Hrsg.): *The taxonomy, morphology and ecology of recent Ostracoda*: 76–81; Edinburgh (Oliver & Boyd).
- REIFF, W. (1976): Einschlagkrater kosmischer Körper auf der Erde. — *Stuttgarter Beitr. Naturkde*, **C**, 6 (2. Aufl. 1984): 24–47, 24 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- (1977): The Steinheim Basin — an impact structure. — *In*: RODDY, D. J., PEPIN, R. O. & MERRILL, R. B. (Hrsg.): *Impact and Explosion Cratering. Planetary and Terrestrial Implications*: 309–320, 9 Abb.; New York & Oxford (Pergamon Press).
- (1988): Zur Gleichaltrigkeit der Einschlagkrater (Meteorkrater) Steinheimer Becken und Nördlinger Ries. — *Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver.*, NF **70**: 383–397, 3 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- (1990): Weißer Jura und Tertiär auf der Ostalb (Exkursion D am 19. April 1990). — *Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver.*, NF **72**: 107–123, 6 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- SANDBERGER, F. (1874): Die Steinheimer Planorbiden. — *Verh. phys.-med. Ges.*, NF **5**: 231–232; Würzburg.
- SCHÄFER, H. W. (1953): Über Meeres- und Brackwasser-Ostracoden aus dem Deutschen Küstengebiet mit: 2. Mitteilung über die Ostracodenfauna Griechenlands. — *Hydrobiologia*, **5/4**: 351–389, 15 Abb.; Den Haag.
- SCHARF, B. W. (1987): Limnologische Beschreibung, Nutzung und Unterhaltung von Eifelmaaren. 117 S.; Mainz (Ministerium für Umweltschutz und Gesundheit Rheinland-Pfalz).
- SIEBER, E. (1905): Fossile Süßwasser-Ostrakoden aus Württemberg. — *Jh. Ver. Vaterl. Naturkde. Württemberg*, **61**: 321–346, 16 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- SOHN, J. G. & KORNICKER, L. S. (1972): Predation of schistosomiasis vector snails by Ostracoda (Crustacea). — *Science*, **175**: 1258–1259; Washington.
- (1975): Variation in predation behavior of ostracode species on schistosomiasis vector snails. — *Bull. Amer. Paleont.*, **65**: 217–223; Ithaca.
- SPELICH, D. (1988): Populationsgenetik. Grundlagen und experimentelle Ergebnisse. 240 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- STRAUB, E. W. (1952): Mikropaläontologische Untersuchungen im Tertiär zwischen Ehingen und Ulm a. d. Donau. — *Geol. Jb.*, **66**: 433–524, 24 Abb., Taf. 4, 3 Texttaf.; Hannover.
- SYWULA, T. & GEIGER, W. (1990): Genetic and morphological polymorphism in the freshwater ostracod *Cytherissa lacustris* (SARS) of Mondsee and Attersee (Austria). — *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, **47**: 69–81, 3 fig., 7 Tab.; Bordeaux.
- TETART, J. (1982): Description de la carapace des ostracodes d'eau douce de France. Famille des Cyprididae (genres *Cypris*, *Cyprois*, *Heterocypris*, *Herpetocypris*, *Ilyodromus*, *Notodromas*) et famille des Darwinulidae. — *Trav. Lab. Hydrobiol.*, fascicule unique: 125–178; Grenoble.
- (1985): Description de la carapace des ostracodes d'eau douce de France. II. Famille des Cyprididae (genre *Cyclocypris*, *Cypria*, *Cypricercus*, *Eucypris*). — *Spixiana*, **8/2**: 171–195; München.
- TRIEBEL, E. (1941): Zur Morphologie und Ökologie der fossilen Ostracoden. Mit Beschreibung einiger neuer Gattungen und Arten. — *Senckenbergiana*, **23/4–6**: 294–400, 15 Taf., 2 Abb.; Frankfurt.
- (1959): *Moenocypris* n. g. (Crust., Ostr.). — *Senck. leth.*, **40/1–2**: 1–17, 4 Taf.; Frankfurt.
- (1963): Ostracoden aus dem Sannois und jüngeren Schichten des Mainzer Beckens: 1. Cyprididae. — *Senck. leth.*, **44/3**: 157–207, 12 Taf.; Frankfurt.

- VAN MORKHOVEN, F. P. C. M. (1962, 1963): Post-Paleozoic Ostracoda. Their Morphology, Taxonomy, and Economic Use. Vol. I (General), Vol. II (Generic Descriptions). — Amsterdam, London & New York (Elsevier).
- VESPER, B. (1972): Zur Morphologie und Ökologie von *Cyprideis torosa* (JONES, 1850) (Crustacea, Ostracoda, Cytheridae) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Biometrie. — Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., **68**: 21–77, 13 Abb.; Hamburg. — [1972a]
- (1972): Zum Problem der Buckelbildung bei *Cyprideis torosa* (JONES, 1850) (Crustacea, Ostracoda, Cytheridae). — Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., **68**: 79–94, 6 Abb.; Hamburg. — [1972b]
- WEILER, W. (1934): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. Teil 1. Die Fische des Steinheimer Beckens. — Palaeontographica, Suppl. **8**: 1–20, 2 Taf., 18 Abb.; Stuttgart.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit: das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. 207 S., 46 Abb.; Berlin & Hamburg (Parey).
- ZÖBELEIN, H. K. (1985): Stratigraphie der nördlichen und teils mittleren Vorlandmolasse zwischen Hegau und Isar anhand von 11 Profilen. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **25**: 209–273, 1 Abb., 2 Tab. (Text), 1 Tab. (Beilage); München.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Horst Janz, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

Anmerkungen zu Tafel 1–18:

Alle Stücke: Mittelmiozän, Steinheimer Becken.

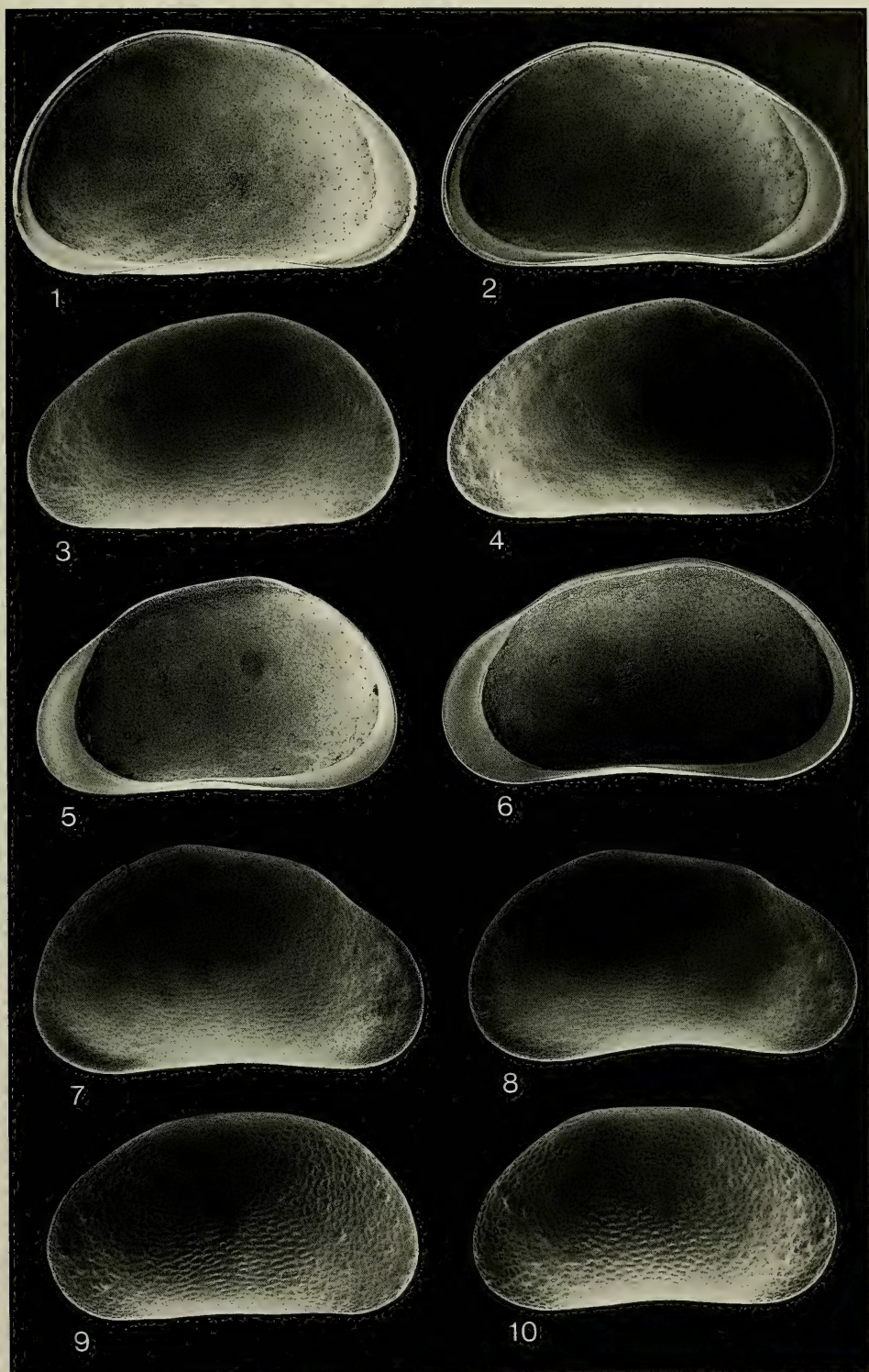
L = linke, R = rechte Klappe, G = Gehäuse.

In Klammern sind jeweils Länge und Höhe in µm angegeben.

Tafel 1

Pseudocandona steinheimensis (SIEBER)

- Fig. 1. L♂ (1077, 649), Neotypus, Innenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25427/1.
- Fig. 2. L♀ (1058, 585), Innenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25427/2.
- Fig. 3. L♂ (938, 555), Außenansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25427/3.
- Fig. 4. L♀ (1032, 585), Außenansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25427/4.
- Fig. 5. R♂ (953, 555), Innenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25427/5.
- Fig. 6. R♀ (1050, 570), Innenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25427/6.
- Fig. 7. R♂ (993, 585), Außenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25427/7.
- Fig. 8. R♀ (990, 563), Außenansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25427/8.
- Fig. 9. L A-2 (660, 365), Außenansicht, ca. x80;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25427/9.
- Fig. 10. R A-2 (638, 360), Außenansicht, ca. x80;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25427/10.



Tafel 2

Pseudocandona steinheimensis (SIEBER)

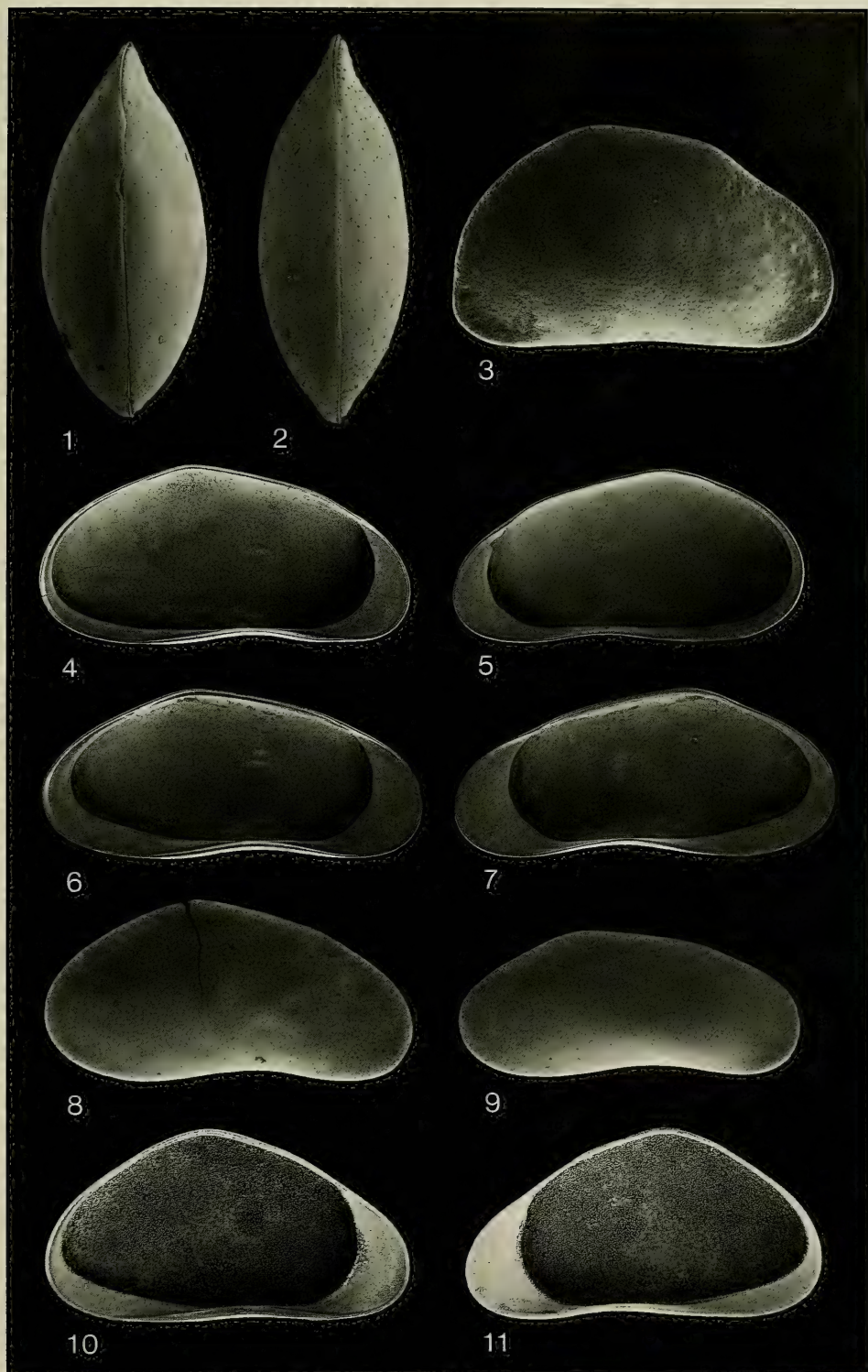
- Fig. 1. G♂ (978), Dorsalansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S19). — SMNS 25427/11.
- Fig. 2. G♀ (1008), Dorsalansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S19). — SMNS 25427/12.

Candona cf. *ratisbonensis* LUTZ

- Fig. 3. R (990, 585), Außenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (Ph10). — SMNS 25428.

Candonopsis arida SIEBER

- Fig. 4. L♂ (833, 405), Neotypus, Innenansicht, ca. x65;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25429/1.
- Fig. 5. R♂ (795, 398), Innenansicht, ca. x65;
oxystoma-Schichten (Ph16). — SMNS 25429/2.
- Fig. 6. L♀ (840, 383), Innenansicht, ca. x65;
oxystoma-Schichten (K5). — SMNS 25429/3.
- Fig. 7. R♀ (822, 375), Innenansicht, ca. x65;
oxystoma-Schichten (K5). — SMNS 25429/4.
- Fig. 8. R♂ (781, 397), Außenansicht, ca. x65;
oxystoma-Schichten (Ph1). — SMNS 25429/5.
- Fig. 9. R♀ (733, 328), Außenansicht, ca. x65;
oxystoma-Schichten (Ph2). — SMNS 25429/6.
- Fig. 10. L (788, 428), extreme Ausprägung der hohen Form, Innenansicht, ca. x65;
trochiformis-Schichten (S26). — SMNS 25429/7.
- Fig. 11. R (777, 420), extreme Ausprägung der hohen Form, Innenansicht, ca. x65;
trochiformis-Schichten (S26). — SMNS 25429/8.



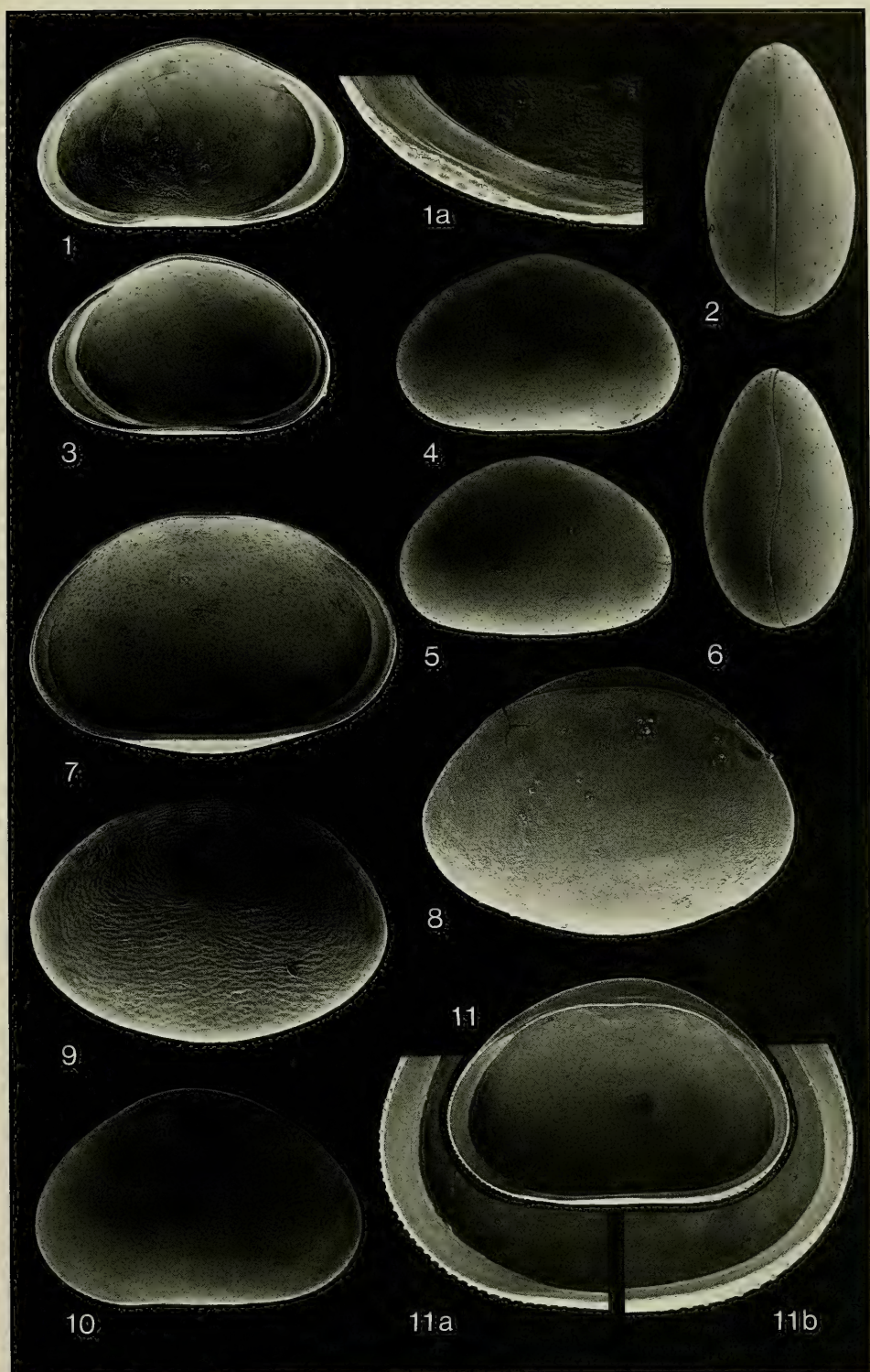
Tafel 3

Cyclocypris nitida SIEBER

- Fig. 1. L (448, 287), Neotypus, Innenansicht, ca. x100;
a: hinterer Ventralrand, ca x350;
steinheimensis-Schichten (B29, 6). — SMNS 25430/1.
- Fig. 2. G (439), Dorsalansicht, ca. x100;
oxystoma-Schichten (Ph20). — SMNS 25430/2.
- Fig. 3. R (454, 293), Innenansicht, ca. x100;
steinheimensis-Schichten (B29, 6). — SMNS 25430/3.
- Fig. 4. L (433, 280), Außenansicht, ca. x100;
oxystoma-Schichten (Ph20). — SMNS 25430/4.
- Fig. 5. R (424, 282), Außenansicht, ca. x100;
oxystoma-Schichten (Ph20). — SMNS 25430/5.
- Fig. 6. G (421), Ventralansicht, ca. x100;
oxystoma-Schichten (Ph20). — SMNS 25430/6.

Physocypris suborbicularis (SIEBER)

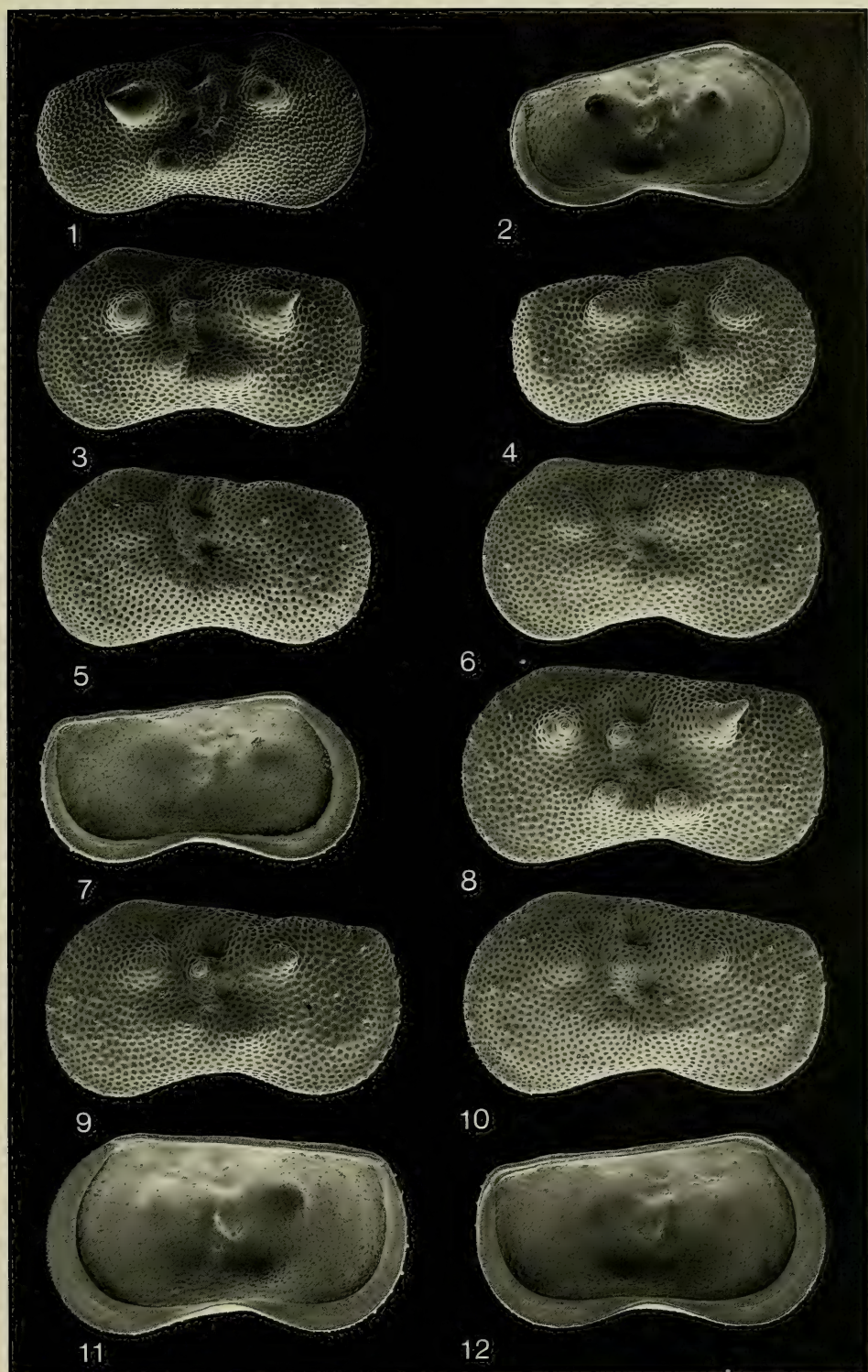
- Fig. 7. L (554, 379), Innenansicht, ca. x95;
sulcatus-Schichten (SF8). — SMNS 25431/1.
- Fig. 8. G (561), Lateralansicht auf L, ca x95;
oxystoma-Schichten (Ph19). — SMNS 25431/2.
- Fig. 9. L (568, 402), Außenansicht, ca. x90;
tenuis-Schichten (SF18). — SMNS 25431/3.
- Fig. 10. R (524, 360), Außenansicht, ca. x90;
oxystoma-Schichten (K6). — SMNS 25431/4.
- Fig. 11. R (548, 372), Neotypus, Innenansicht, ca. x90,
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x185;
oxystoma-Schichten (K6). — SMNS 25431/5.



Tafel 4

Ilyocypris binocularis SIEBER

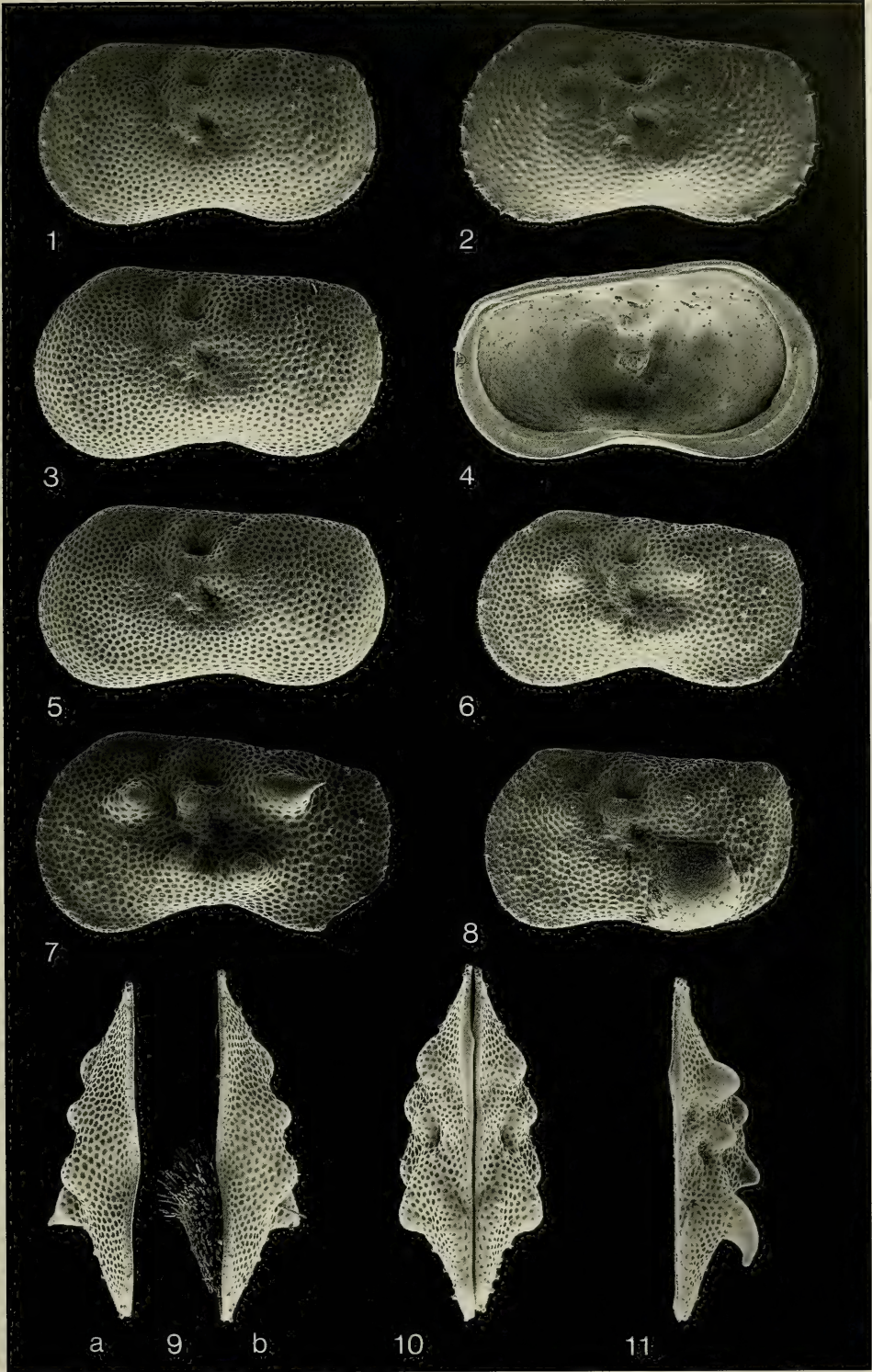
- Fig. 1. R (862, 491), Typ 4, Außenansicht, ca. x55;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25432/1.
- Fig. 2. L (793, 457), Typ 4, Innenansicht, ca. x55;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25432/2.
- Fig. 3. L (845, 500), Typ 4, Außenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF10). — SMNS 25432/3.
- Fig. 4. R (802, 448), Typ 3, Außenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF10). — SMNS 25432/4.
- Fig. 5. L (862, 491), Typ 2, Außenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF10). — SMNS 25432/5.
- Fig. 6. L (885, 495), Typ 2, Außenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (S7). — SMNS 25432/6.
- Fig. 7. L (840, 464), Typ 2, Innenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (S7). — SMNS 25432/7.
- Fig. 8. L (945, 540), Typ 4, Neotypus, Außenansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S33). — SMNS 25432/8.
- Fig. 9. L (930, 540), Typ 3, Außenansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S33). — SMNS 25432/9.
- Fig. 10. L (945, 555), Typ 2, Außenansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S33). — SMNS 25432/10.
- Fig. 11. R (945, 540), Typ 2, Innenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (Ph11). — SMNS 25432/11.
- Fig. 12. L (915, 525), Typ 2, Innenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (Ph11). — SMNS 25432/12.



Tafel 5

Ilyocypris binocularis SIEBER

- Fig. 1. L (885, 495), Typ 1, Außenansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S33). — SMNS 25432/13.
- Fig. 2. L (927, 540), Typ 1, Außenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (K6). — SMNS 25432/14.
- Fig. 3. L (915, 525), Typ 1, Außenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (K9). — SMNS 25432/15.
- Fig. 4. L (945, 540), Typ 1, Innenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (K9). — SMNS 25432/16.
- Fig. 5. L (908, 495), Typ 1, Außenansicht, ca. x55;
supremus-Schichten (K20). — SMNS 25432/17.
- Fig. 6. L (855, 482), Typ 3, Außenansicht, ca. x55;
supremus-Schichten (K20). — SMNS 25432/18.
- Fig. 7. L (930, 548), Typ 4, Außenansicht, ca. x55;
supremus-Schichten (K20). — SMNS 25432/19.
- Fig. 8. L (810, 482), Klappe mit abnormer postero-ventraler Auftreibung,
Außenansicht, ca. x55;
oxystoma-Schichten (Ph3). — SMNS 25432/20.
- Fig. 9. G (930), Typ 4, Ventralansicht, ca. x55,
Auftrennung in die beiden Klappen a: R, b: L bei Montage auf REM-Träger;
sulcatus-Schichten (S12). — SMNS 25432/21.
- Fig. 10. G (930), Typ 3, Dorsalansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (S12). — SMNS 25432/22.
- Fig. 11. R (923, 495), Typ 4, Dorsalansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S22). — SMNS 25432/23.



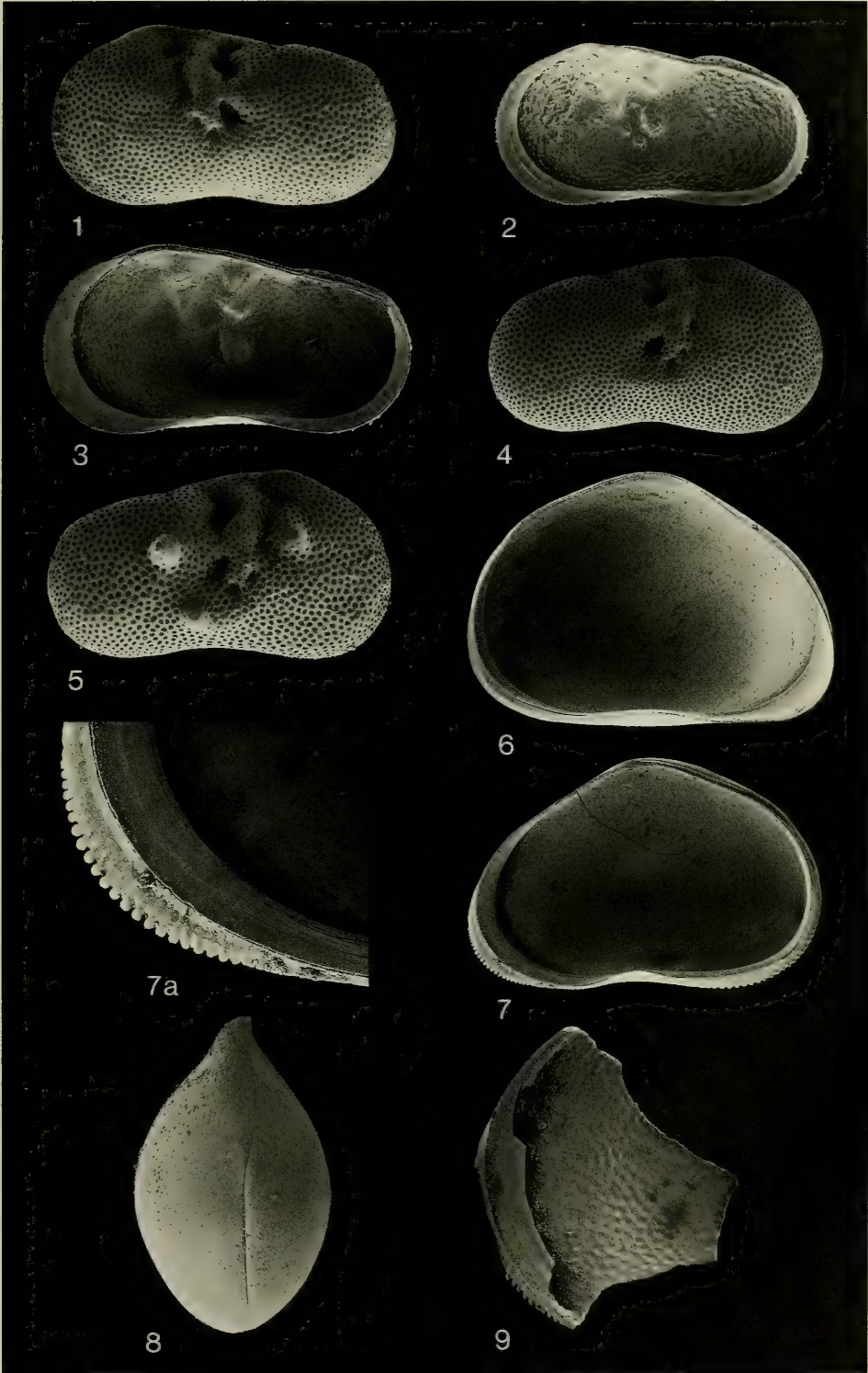
Tafel 6

Ilyocypris sp.

- Fig. 1. L (900, 495), Außenansicht, ca. x55;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25433/1.
- Fig. 2. R (824, 443), Innenansicht, ca. x55;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25433/2.
- Fig. 3. R (960, 525), Innenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF16). — SMNS 25433/3.
- Fig. 4. R (878, 492), Außenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF16). — SMNS 25433/4.
- Fig. 5. R (914, 525), Außenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF16). — SMNS 25433/5.

Cyprinotus inaequalis (SIEBER)

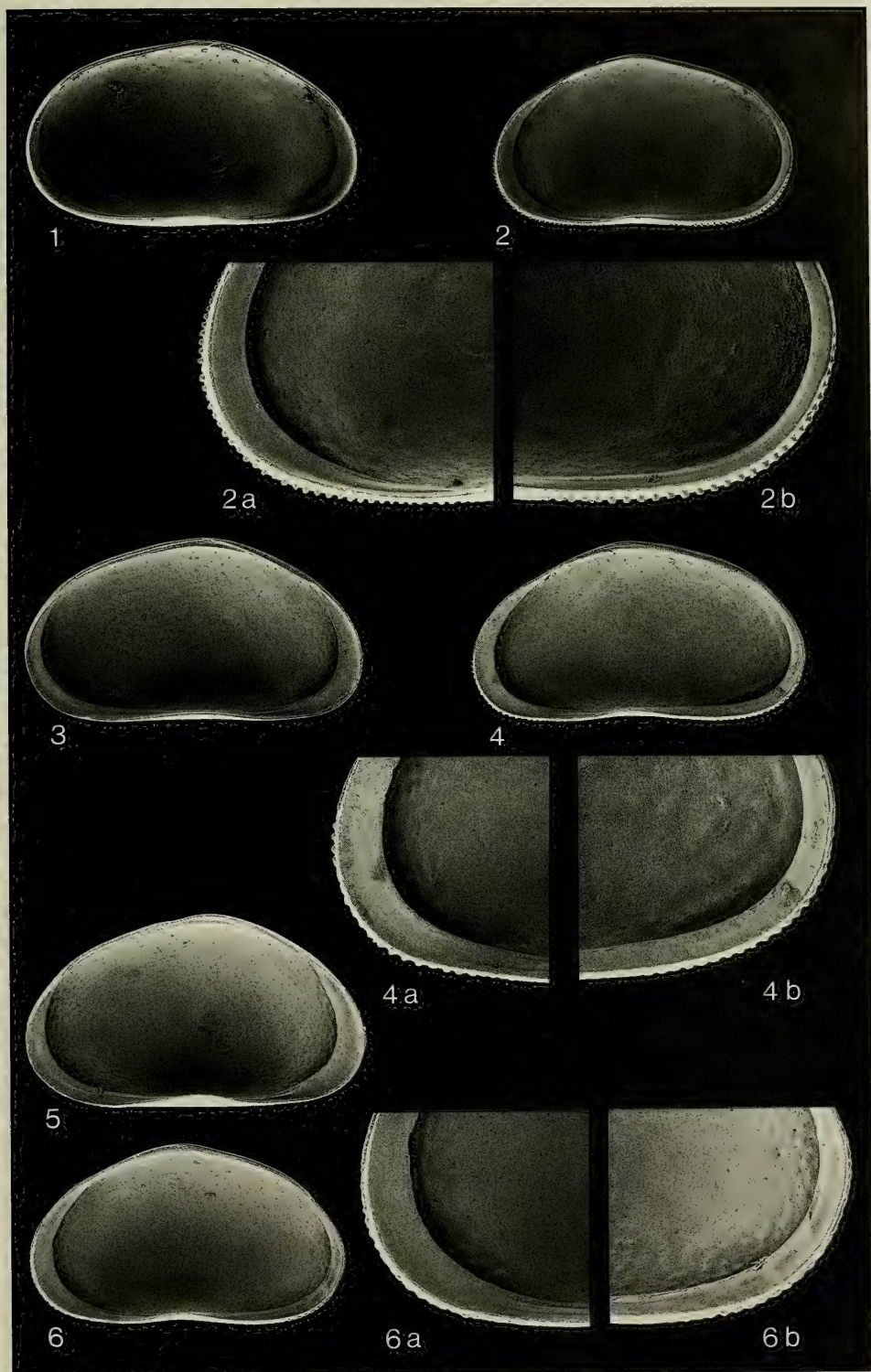
- Fig. 6. L (1140, 780), Innenansicht, ca. x45;
oxystoma-Schichten (Ph16). — SMNS 25434/1.
- Fig. 7. R (1140, 762), Neotypus, Innenansicht, ca. x45,
a: Vorderrand, ca. x150;
oxystoma-Schichten (Ph12). — SMNS 25434/2.
- Fig. 8. G (1005), Dorsalansicht, ca. x45;
oxystoma-Schichten (Ph19). — SMNS 25434/3.
- Fig. 9. R, Vorderrandbruchstück mit retikulierter Oberfläche, Innenansicht, ca. x80;
supremus-Schichten (K19). — SMNS 25435.



Tafel 7

Heterocypris steinheimensis (LUTZ)

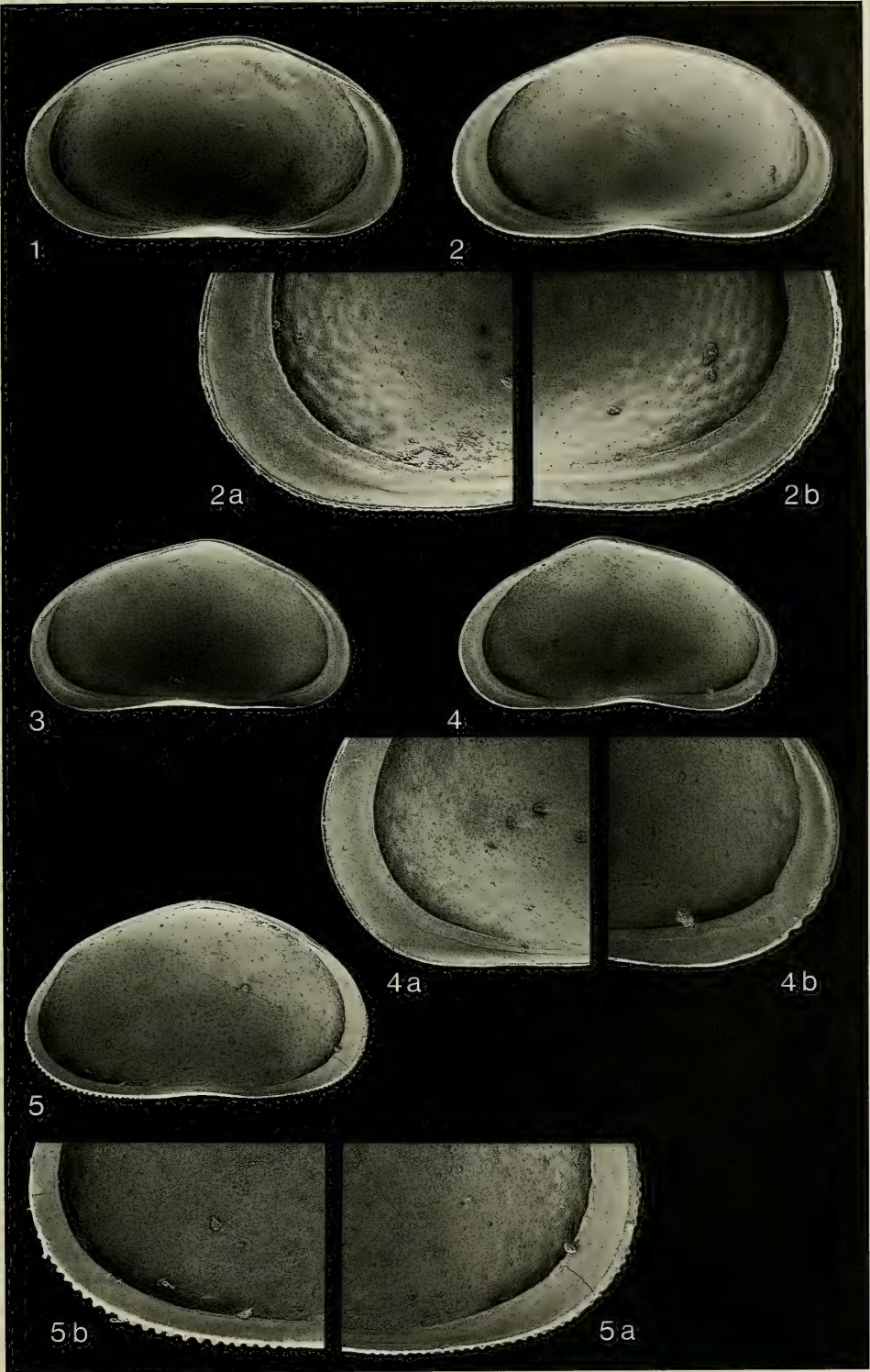
- Fig. 1. L♂ (870, 495), Innenansicht, ca. x55;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25436/1.
- Fig. 2. R♂ (797, 474), Innenansicht, ca. x55,
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25436/2.
- Fig. 3. L♂ (892, 488), Innenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF8). — SMNS 25436/3.
- Fig. 4. R♂ (870, 488), Innenansicht, ca. x55,
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;
sulcatus-Schichten (SF8). — SMNS 25436/4.
- Fig. 5. L (885, 500), Innenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF16). — SMNS 25436/5.
- Fig. 6. R (825, 480), Innenansicht, ca. x55,
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;
sulcatus-Schichten (SF16). — SMNS 25436/6.



Tafel 8

Heterocypris steinheimensis (LUTZ)

- Fig. 1. L (972, 528), Innenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF3). — SMNS 25436/7.
- Fig. 2. R (984, 534), Innenansicht, ca. x55,
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;
sulcatus-Schichten (SF3). — SMNS 25436/8.
- Fig. 3. L (833, 425), Innenansicht, ca. x55;
trochiformis-Schichten (S25). — SMNS 25436/9.
- Fig. 4. R (840, 465), Innenansicht, ca. x55,
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;
trochiformis-Schichten (S25). — SMNS 25436/10.
- Fig. 5. L (900, 525) mit Höckerreihen an Vorder- und Hinterrand (!), Innenansicht, ca. x55,
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;
tenuis-Schichten (SF18). — SMNS 25436/11.



Tafel 9

Heterocypris steinheimensis (LUTZ)

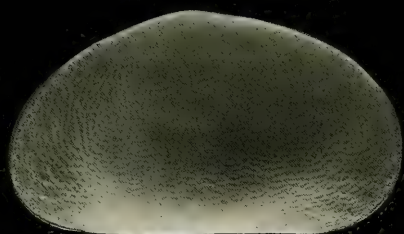
- Fig. 1. L (945, 540), Außenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF3). — SMNS 25436/12.
- Fig. 2. R (915, 510), Außenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF3). — SMNS 25436/13.
- Fig. 3. G (908), Dorsalansicht, ca. x55;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25436/14.
- Fig. 4. G (1020), Dorsalansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (S10). — SMNS 25436/15.

Heterocypris sp. 1

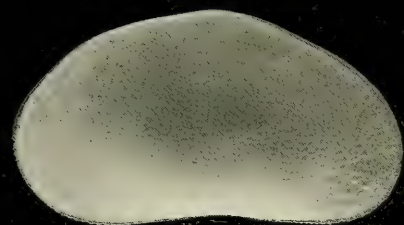
- Fig. 5. L (1065, 615), Außenansicht, ca. x55;
sulcatus-Schichten (SF17). — SMNS 25437/1.
- Fig. 6. R (1095, 623), Innenansicht, ca. x55;
steinheimensis-Schichten (B29, 2). — SMNS 25437/2.

Heterocypris (?) sp. 2

- Fig. 7. L (726, 402), Außenansicht, ca. x80,
a: Ausschnitt aus Vorderrandbereich, ca. x470;
oxystoma-Schichten (K6). — SMNS 25438.



1



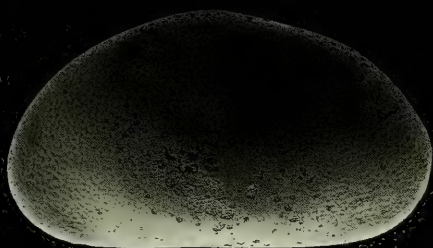
2



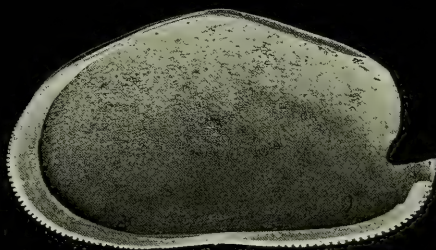
3



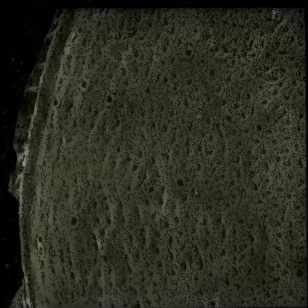
4



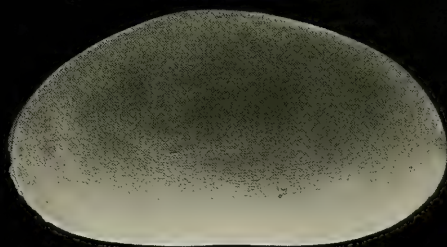
5



6



7a

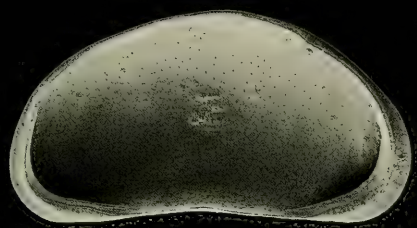


7

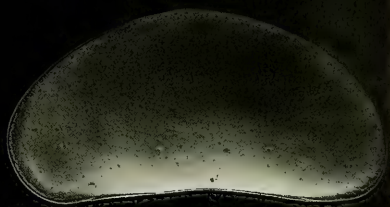
Tafel 10

Potamocypris gracilis (SIEBER)

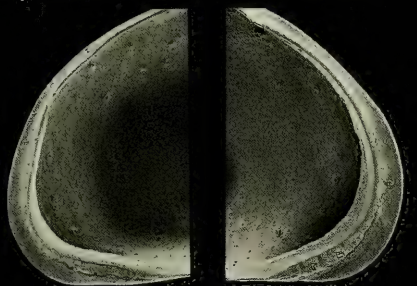
- Fig. 1. L (527, 293), Neotypus, Innenansicht, ca. x100,
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x160;
steinheimensis-Schichten (B29, 2). — SMNS 25440/1.
- Fig. 2. L (507, 262), Außenansicht, ca. x100;
steinheimensis-Schichten (B29, 2). — SMNS 25440/2.
- Fig. 3. R (457, 250), Innenansicht, ca. x100;
steinheimensis-Schichten (B29, 2). — SMNS 25440/3.
- Fig. 4. L (549, 317), Innenansicht, ca. x100,
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x160;
oxystoma-Schichten (K3). — SMNS 25440/4.
- Fig. 5. L (555, 329), Außenansicht, ca. x100;
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25440/5.
- Fig. 6. R (515, 299), Innenansicht, ca. x100;
oxystoma-Schichten (K3). — SMNS 25440/6.



1



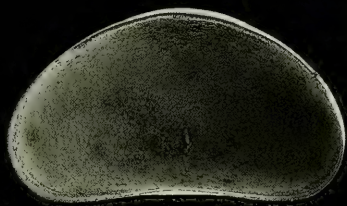
2



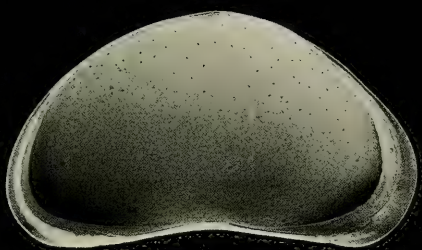
1b



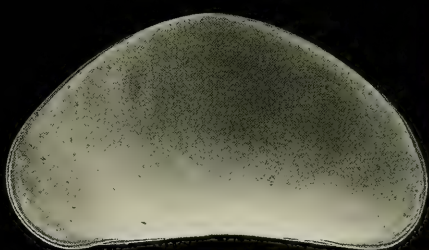
1a



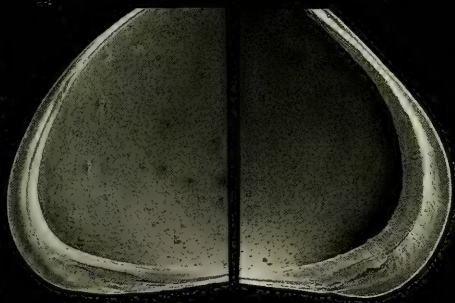
3



4



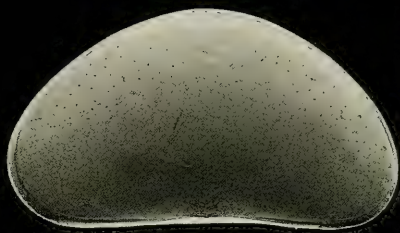
5



4b



4a

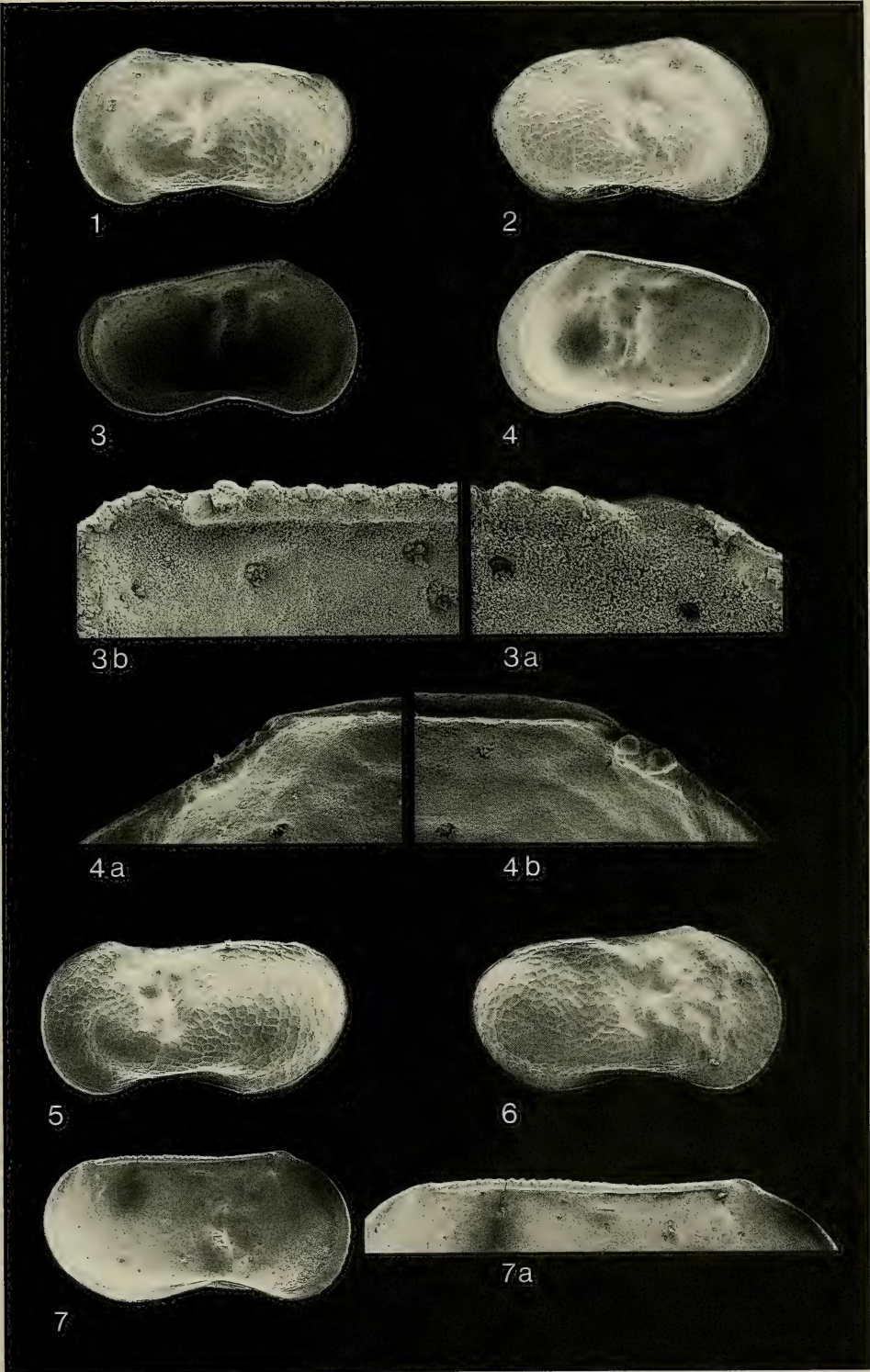


6

Tafel 11

Leucocythere immigrata n. sp.

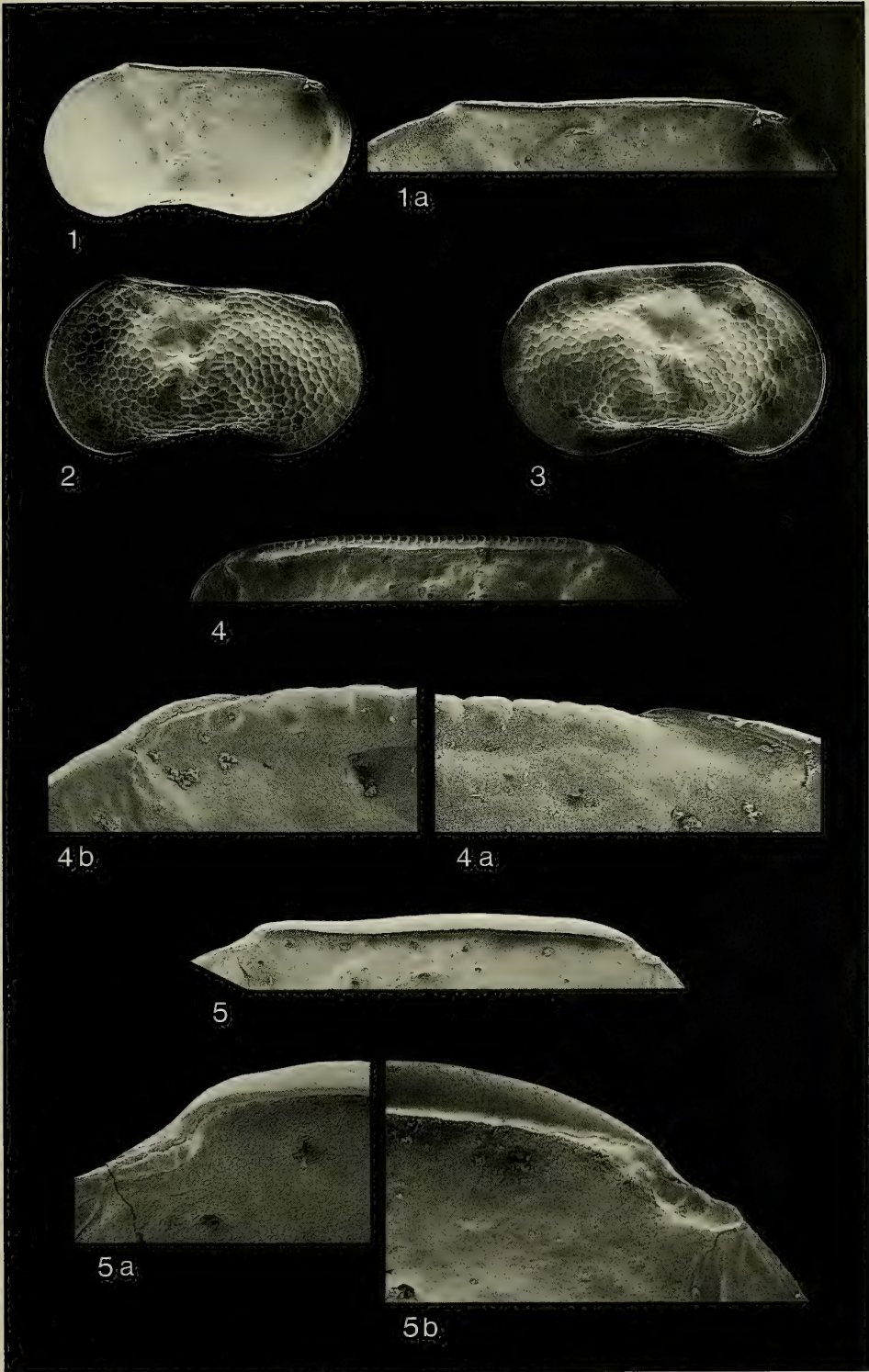
- Fig. 1. L♀ (650, 400), Außenansicht, ca. x63;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25441/2.
- Fig. 2. R♀ (670, 400), Außenansicht, ca. x60;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25441/3.
- Fig. 3. L♀ (630, 360), Holotypus, Innenansicht, ca. x65,
a: Schloßrandvorderende, b: Schloßrandhinterende, ca. x400;
steinheimensis-Schichten (B28, 75). — SMNS 25441/1.
- Fig. 4. R♀ (665, 420), Innenansicht, ca. x60,
a: Schloßrandvorderende, b: Schloßrandhinterende, ca. x400;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25441/4.
- Fig. 5. L♂ (770, 390), Außenansicht, ca. x60;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25441/5.
- Fig. 6. R♂ (750, 400), Außenansicht, ca. x60;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25441/6.
- Fig. 7. L♂ (775, 380), Innenansicht, ca. x60,
a: Schloßrand, ca. x100;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25441/7.



Tafel 12

Leucocythere immigrata n. sp.

- Fig. 1. R♂ (750, 390), Innenansicht, ca. x60,
a: Schloßrand, ca. x100;
steinheimensis-Schichten (B30, 0). — SMNS 25441/8.
- Fig. 2. L♀ (770, 435), Außenansicht, ca. x60;
sulcatus-Schichten (SF4). — SMNS 25441/9.
- Fig. 3. R♀ (790, 450), Außenansicht, ca. x60;
sulcatus-Schichten (SF4). — SMNS 25441/10.
- Fig. 4. L♀ (806, 431), Schloßrand-Innenansicht, ca. x100,
a: Schloßrandvorderende, b: Schloßrandhinterende, ca. x400;
sulcatus-Schichten (SF4). — SMNS 25441/11.
- Fig. 5. R♀ (767, 453), Schloßrand-Innenansicht, ca. x100,
a: Schloßrandvorderende, b: Schloßrandhinterende, ca. x400;
sulcatus-Schichten (SF4). — SMNS 25441/12.



Tafel 13

Leucocythere immigrata n. sp.

- Fig. 1. L♂ (870, 420), Außenansicht, ca. x60;
sulcatus-Schichten (SF4). — SMNS 25441/13.
- Fig. 2. R♂ (840, 440), Außenansicht, ca. x60;
sulcatus-Schichten (SF4). — SMNS 25441/14.

Leucocythere esphigmena (SIEBER)

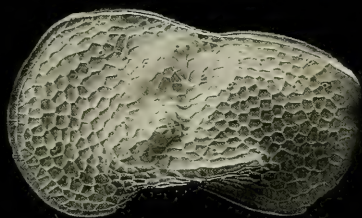
- Fig. 3. L♀ (810, 485), Außenansicht, ca. x60;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25442/2.
- Fig. 4. R♀ (845, 520), Außenansicht, ca. x60;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25442/3.
- Fig. 5. L♀ (790, 450), Neotypus, Innenansicht, ca. x60,
a: Schloßvorderende, b: Schloßhinterende, ca. x400;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25442/1.
- Fig. 6. R♀ (750, 465), Innenansicht, ca. x60,
a: Schloßvorderende, b: Schloßhinterende, ca. x400;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25442/4.



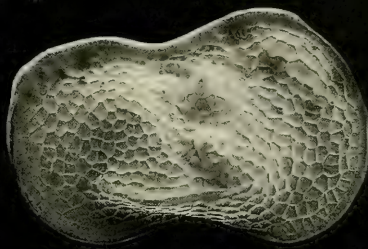
1



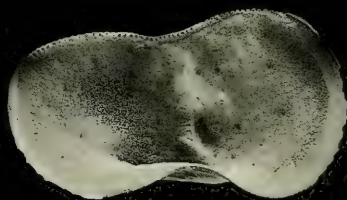
2



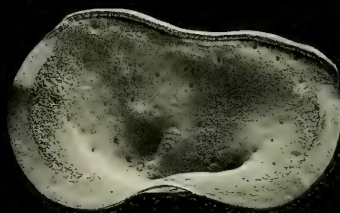
3



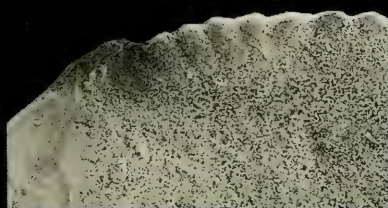
4



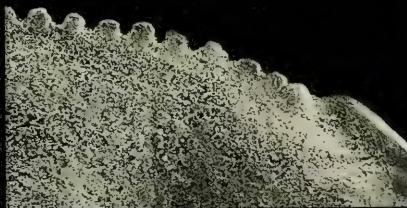
5



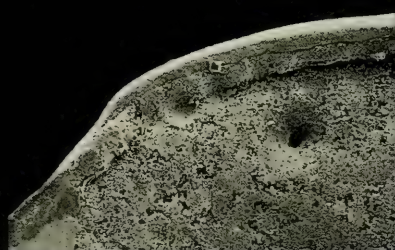
6



5b



5a



6a

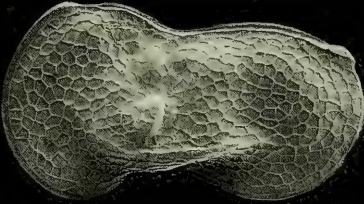


6b

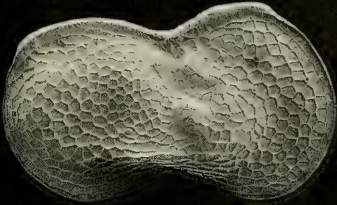
Tafel 14

Leucocythere esphigmena (SIEBER)

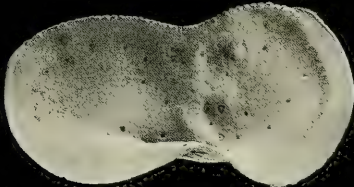
- Fig. 1. L♂ (830, 450), Außenansicht, ca. x60;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25442/5.
- Fig. 2. R♂ (760, 440), Außenansicht, ca. x60;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25442/6.
- Fig. 3. L♂ (790, 415), Innenansicht, ca. x60,
a: Schloßrand, ca. x100;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25442/7.
- Fig. 4. R♂ (780, 450), Innenansicht, ca. x60,
a: Schloßrand, ca. x100;
trochiformis-Schichten (S35). — SMNS 25442/8.
- Fig. 5. L♀ (620, 353), Außenansicht, ca. x70;
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/9.
- Fig. 6. R♀ (603, 362), Außenansicht, ca. x70;
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/10.
- Fig. 7. L♀ (612, 345), Innenansicht, ca. x70,
a: Schloßrand, ca. x115;
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/11.
- Fig. 8. R♀ (564, 336), Innenansicht, ca. x70,
a: Schloßrand, ca. x115;
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/12.



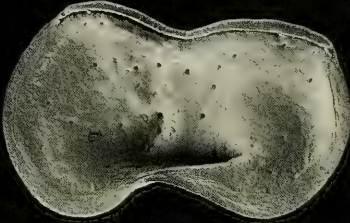
1



2



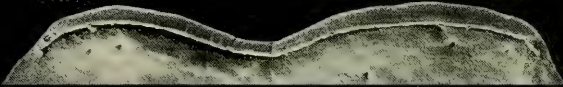
3



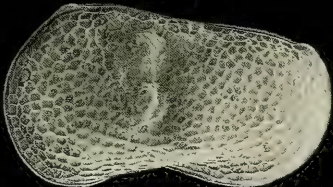
4



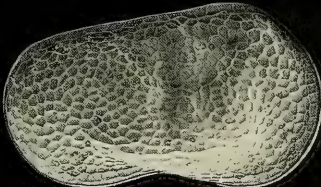
3a



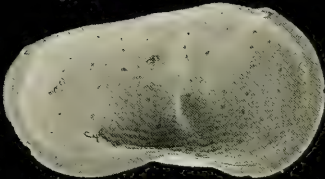
4a



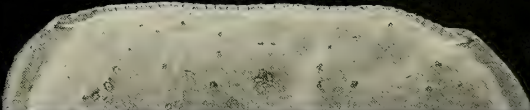
5



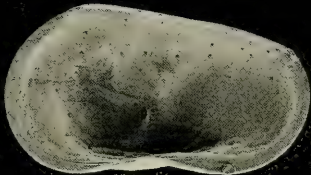
6



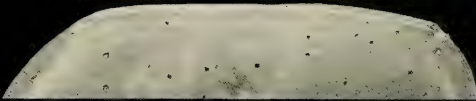
7



7a



8



8a

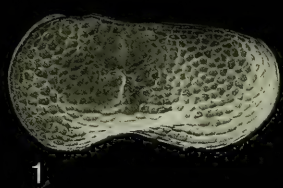
Tafel 15

Leucocythere esphigmena (SIEBER)

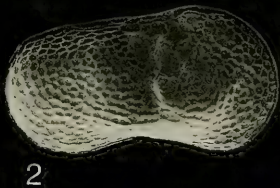
- Fig. 1. L♂ (539, 276), Außenansicht, ca. x70;
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/13.
- Fig. 2. R♂ (543, 297), Außenansicht, ca. x70;
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/14.
- Fig. 3. L♂ (550, 280), Innenansicht, ca. x70,
a: Schloßrand, ca. x120;
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/15.
- Fig. 4. R♂ (578, 310), Innenansicht, ca. x70,
a: Schloßrand, ca. x120;
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/16.

Leucocythere sieberi (LUTZ)

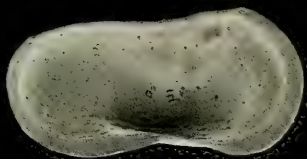
- Fig. 5. L♀ (885, 465), Außenansicht, ca. x60;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25443/1.
- Fig. 6. L♀ (825, 450), Innenansicht, ca. x70,
a: Schloßvorderende, b: Schloßhinterende, ca. x400;
trochiformis-Schichten (S26). — SMNS 25443/2.



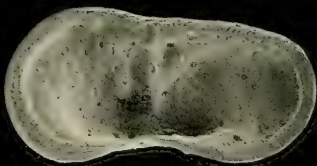
1



2



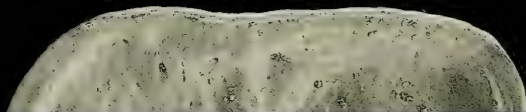
3



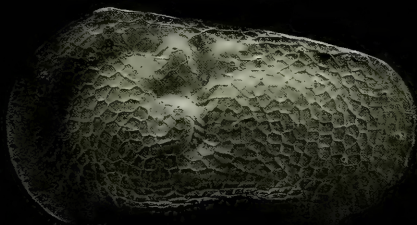
4



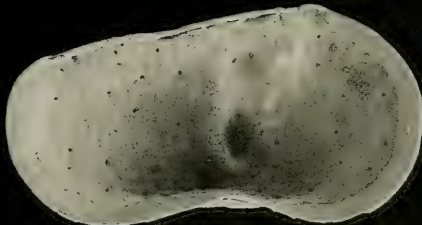
3a



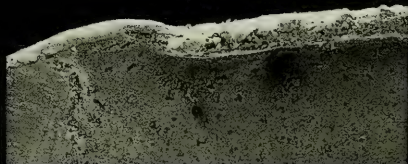
4a



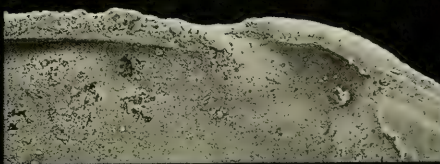
5



6



6b

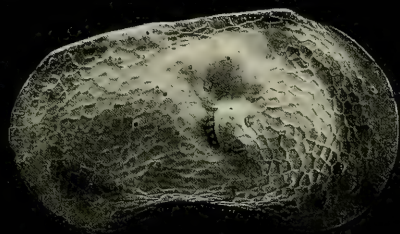


6a

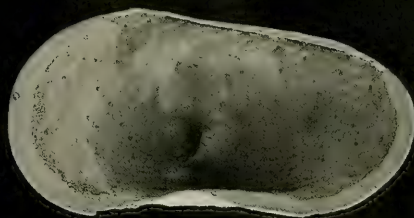
Tafel 16

Leucocythere sieberi (LUTZ)

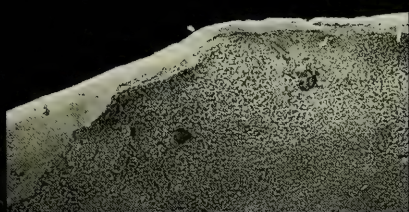
- Fig. 1. R♀ (860, 490), Außenansicht, ca. x60;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25443/3.
- Fig. 2. R♀ (801, 450), Innenansicht, ca. x70,
a: Schloßvorderende, b: Schloßhinterende, ca. x400;
trochiformis-Schichten (S26). — SMNS 25443/4.
- Fig. 3. L♂ (890, 445), Außenansicht, ca. x60;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25443/5.
- Fig. 4. L♂ (793, 379), Innenansicht, ca. x70,
a: Schloßrand, ca. x100;
oxystoma-Schichten (Ph12). — SMNS 25443/6.
- Fig. 5. R♂ (850, 420), Außenansicht, ca. x60;
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25443/7.
- Fig. 6. R♂ (822, 393), Innenansicht, ca. x70,
a: Schloßrand, ca. x115;
trochiformis-Schichten (S26). — SMNS 25443/8.



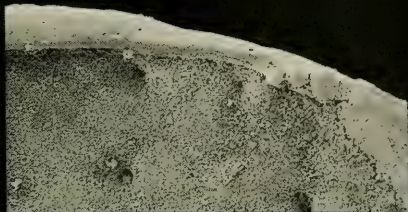
1



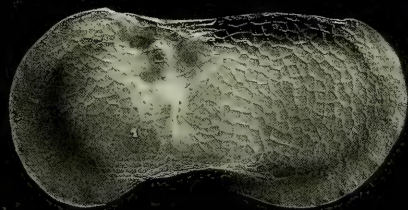
2



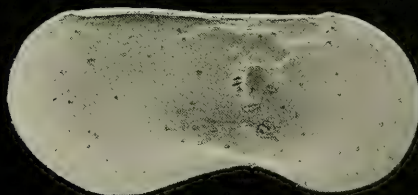
2a



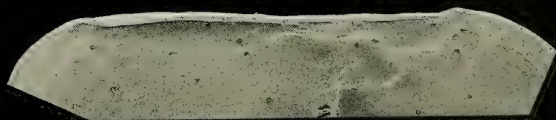
2b



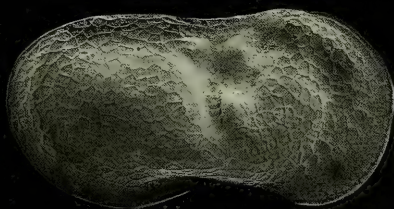
3



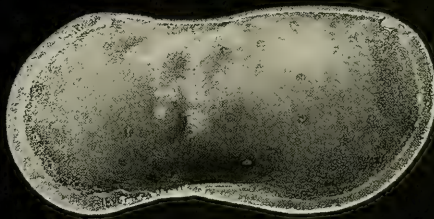
4



4a



5



6

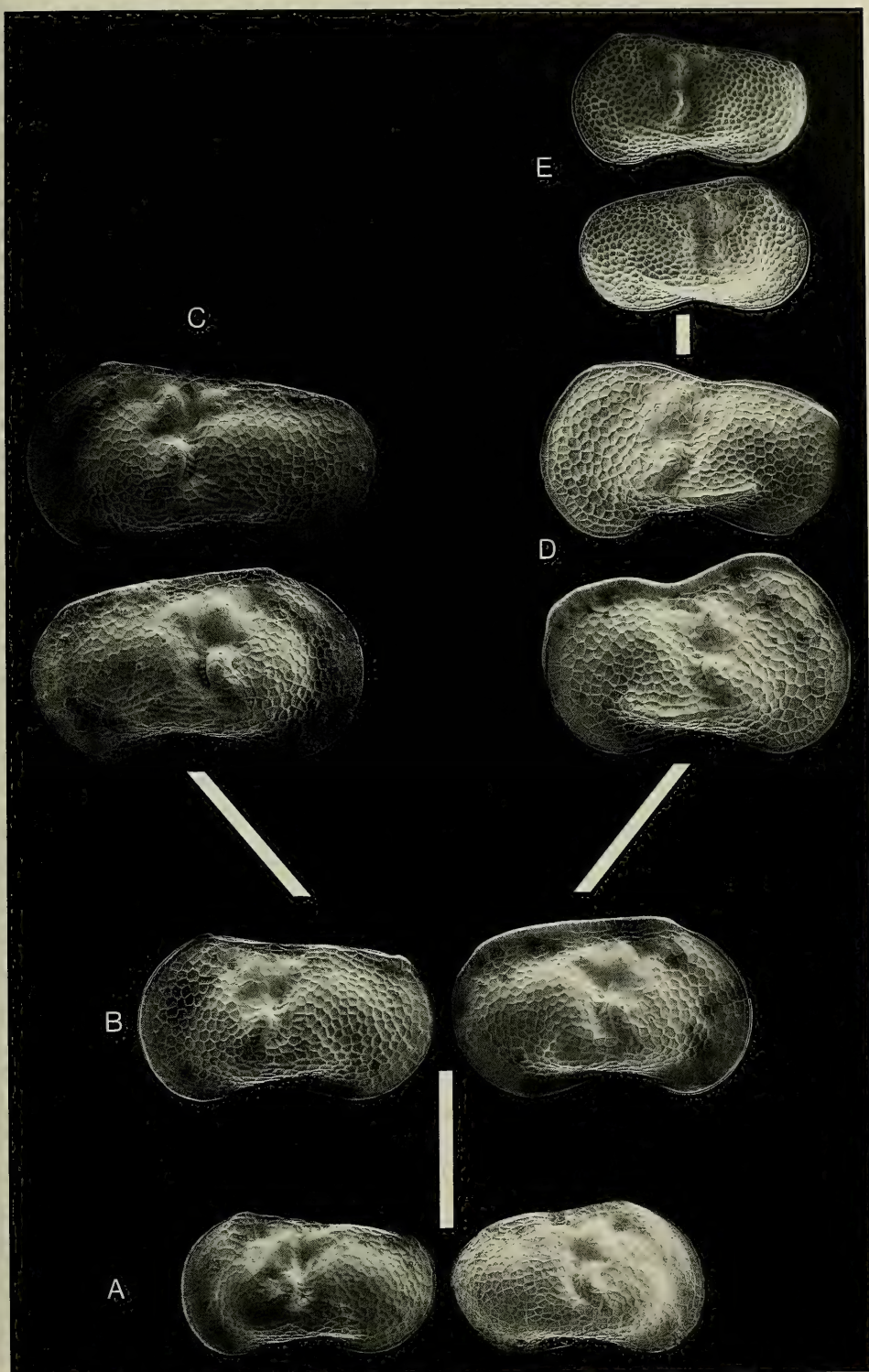


6a

Tafel 17

Phylogenetische Interpretation anhand der auf den Tafeln 11–16 abgebildeten Außenansichten der weiblichen Klappen der *Leucocythere*-Arten.

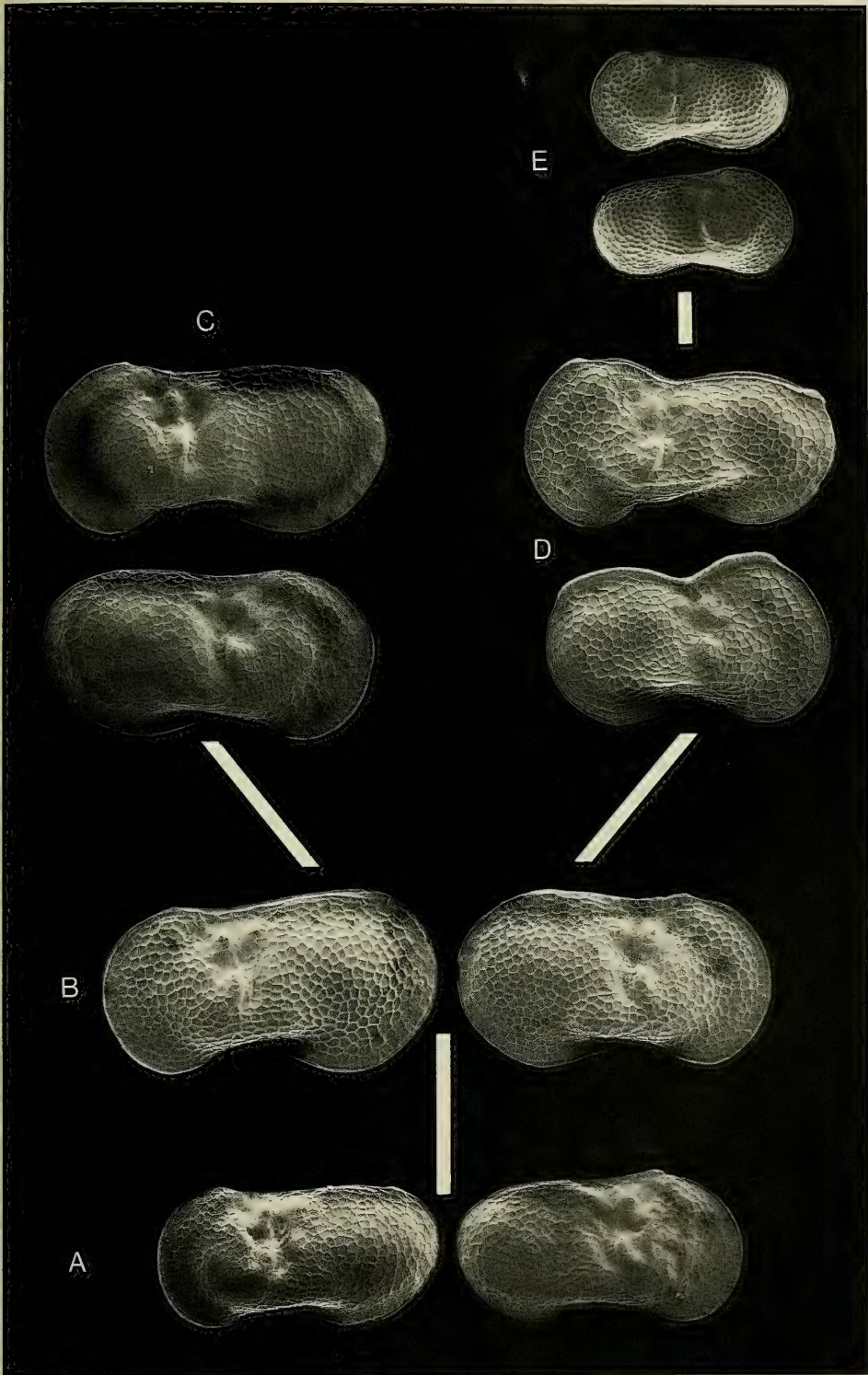
- A: *Leucocythere immigrata* n. sp. (L♀ und R♀) aus den *steinheimensis*-Schichten (B30, 0), vgl. Taf. 11, Fig. 1, 2.
- B: *Leucocythere immigrata* n. sp. (L♀ und R♀) aus den *sulcatus*-Schichten (SF4), vgl. Taf. 12, Fig. 2, 3.
- C: *Leucocythere sieberi* (LUTZ) (L♀ und R♀) aus den *oxystoma*-Schichten (S36), vgl. Taf. 15, Fig. 5, Taf. 16, Fig. 1.
- D: *Leucocythere esphigmena* (SIEBER) (L♀ und R♀) aus den *trochiformis*-Schichten (S35), vgl. Taf. 13, Fig. 3, 4.
- E: *Leucocythere esphigmena* (SIEBER) (L♀ und R♀) aus den *oxystoma*-Schichten (K8), vgl. Taf. 14, Fig. 5, 6.



Tafel 18

Phylogenetische Interpretation anhand der auf den Tafeln 11–16 abgebildeten Außenansichten der männlichen Klappen der *Leucocythere*-Arten.

- A: *Leucocythere immigrata* n. sp. (L♂ und R♂) aus den *steinheimensis*-Schichten (B30, 0), vgl. Taf. 11, Fig. 5, 6.
- B: *Leucocythere immigrata* n. sp. (L♂ und R♂) aus den *sulcatus*-Schichten (SF4), vgl. Taf. 13, Fig. 1, 2.
- C: *Leucocythere sieberi* (LUTZ) (L♂ und R♂) aus den *oxystoma*-Schichten (S36), vgl. Taf. 16, Fig. 3, 5.
- D: *Leucocythere esphigmena* (SIEBER) (L♂ und R♂) aus den *trochiformis*-Schichten (S35), vgl. Taf. 14, Fig. 1, 2.
- E: *Leucocythere esphigmena* (SIEBER) (L♂ und R♂) aus den *oxystoma*-Schichten (K8), vgl. Taf. 15, Fig. 1, 2.



ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 184	83 S., 8 Taf., 9 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 30. 4. 1992
----------------------------	--------	---------	-------------------------------	------------------------

Fisch-Otolithen aus der oligo-/miozänen Molasse der West-Schweiz und der Haute-Savoie (Frankreich)

Fish otoliths from the Oligo-/Miocene Molasse of western Switzerland
and Haute-Savoie (France)

Von Bettina Reichenbacher (Frankfurt/Main)
und Marc Weidmann (Jongny)

Mit 8 Tafeln, 9 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

A fossil fish fauna on basis of otoliths is described and figured from several localities in the Oligo-/Miocene Molasse of western Switzerland and Haute-Savoie. Nearly all samples can be dated by mammal teeth in the MP/MN-zones. Most of the about 700 otoliths were found in the Lower Freshwater Molasse, some are from the Upper Freshwater Molasse.

Two new genera are introduced: *Mikroumbra* n. gen. and *Palaeolebias* n. gen. 29 species are described and figured, including 12 new species: *Mikroumbra longirostrata*, *Prolebias boudryensis*, *Palaeolebias oviformis*, *Palaeolebias semicircularis*, *Palaeolebias triangularis*, *Palaeolebias weidmanni*, *Atherina bergeri*, *Atherinidarum priscus*, *Dapalis angustus*, *Chelon gibbosus*, *Gobius altiformis* and *Gobius latiformis*.

In the Lower Freshwater Molasse species of *Palaeolebias* and *Dapalis* dominate, whereas in the Upper Freshwater Molasse only species of *Gobius* and *Channa* are present. Within the fish fauna of the Lower Freshwater Molasse typical brackishwater species, typical freshwater species and euryhaline species can be distinguished.

The Upper Oligo-/Lower Miocene fish faunas from the formations of the „mittelländische“ and the subalpine Freshwater Molasse are compared. The results indicate a possible correlation between the formations Calcaires et Dolomies and Molasse à charbon on basis of their fish faunas.

Finally the Upper Oligo-/Lower Miocene fish faunas of western Switzerland and Haute-Savoie are compared with the fish faunas of approximately the same age from the Mayence basin and the Upper Rhine valley as well as from France (Aquitaine and Hérault). It is shown that a relation may exist between the fish faunas from the Upper Cerithium beds (Mayence basin/Upper Rhine valley), the Grès et Marnes gris à gypse (western Switzerland/Haute-Savoie) and the marine-brackish deposits of Hérault.

Zusammenfassung

Aus der oligo-/miozänen Molasse der West-Schweiz und der Haute-Savoie wird eine fossile Fischfauna von mehreren Lokalitäten anhand von Otolithen beschrieben und abgebildet. Für fast alle Proben liegt anhand von Säuger-Resten eine Einstufung in MP/MN-Zonen vor. Der weitaus größte Teil der etwa 700 Otolithen wurde in Schichten der Unteren Süßwassermolasse gefunden, die übrigen sind aus der Oberen Süßwassermolasse.

Es werden 2 neue Gattungen eingeführt: *Mikroumbra* n. gen. und *Palaeolebias* n. gen. 29 Taxa werden beschrieben und abgebildet, darunter 12 neue Arten: *Mikroumbra longirostrata*, *Prolebias boudryensis*, *Palaeolebias oviformis*, *Palaeolebias semicircularis*, *Palaeolebias triangularis*, *Palaeolebias weidmanni*, *Atherina bergeri*, *Atherinidarum priscus*, *Dapalis angustus*, *Chelon gibbosus*, *Gobius altiformis* und *Gobius latiformis*.

In der Unteren Süßwassermolasse dominieren Vertreter von *Palaeolebias* und *Dapalis*, in der Oberen Süßwassermolasse liegen dagegen nur *Gobius*- und *Channa*-Arten vor. Innerhalb der Fischfauna aus der Unteren Süßwassermolasse lassen sich typische Brackwasser-Arten, typische Süßwasser-Arten und euryhaline Arten unterscheiden.

Die oberoligo-/untermiozänen Fisch-Gemeinschaften aus den Formationen der mittelländischen und der subalpinen Unteren Süßwassermolasse werden miteinander verglichen. Die Ergebnisse zeigen, daß eine Parallelisierung der Formationen Calcaires et Dolomies und Molasse à charbon aufgrund der Fisch-Gemeinschaften wahrscheinlich ist.

Schließlich werden die oberoligo-/untermiozänen Fisch-Gemeinschaften der West-Schweiz/Haute-Savoie mit den annähernd gleichaltrigen Fischfaunen aus dem Mainzer Becken und dem Oberrheingraben sowie aus Frankreich (Aquitaine, Hérault) verglichen. Dabei werden mögliche Beziehungen zwischen den Faunen der oberen Cerithien-Schichten (Mainzer Becken/Oberrheingraben), der Grès et Marnes gris à gypse (West-Schweiz/Haute-Savoie) und der marin-brackischen Ablagerungen von Hérault/Süd-Frankreich aufgezeigt.

Dank

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und hilfreiche Ratschläge möchten wir Herrn Prof. Dr. E. Martini (Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Frankfurt am Main), Herrn Dr. R. Böttcher (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart), Herrn Dr. W. Schwarzhan (Duisburg) und Herrn Dr. J.-P. Berger (Universität Fribourg/Schweiz) herzlich danken. Herrn Dr. W. Schwarzhan, Prof. Dr. E. Martini, Herrn Dr. R. Brzobohatý (J. E. Purkyně Universität, Brno) und Herrn Dipl.-Geol. H. W. Fischer (Geologisches Institut der Universität Mainz) danken wir außerdem für die freundliche Bereitstellung von rezentem und fossilem Vergleichsmaterial aus ihren Otolithensammlungen und Herrn Dr. J.-P. Berger sind wir für die Überlassung seiner Otolithenaufsammlungen aus der Molasse und für Auskünfte über die jeweiligen Fundstellen zu Dank verpflichtet. Herr Dr. H. Malz (Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main) ermöglichte die Überprüfung des WEILERSchen Originalmaterials (WEILER 1963, 1966, 1973), hierfür sei ihm herzlich gedankt. Herrn Dr. B. Keller (Luzern) danken wir für die freundliche Genehmigung zur Reproduktion der Abb. 1.

Die Untersuchungen von einem der Autoren (B. Reichenbacher) wurden im Rahmen des von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Projektes „Miozäne Molasse Paratethys“ (MA 199/27-1) durchgeführt. Die Untersuchungen des anderen Autors (M. Weidmann) wurden im Rahmen der Projekte 2418-087 (2.5230.87) und 20-28951.90 durch den Fonds national suisse de la Recherche scientifique unterstützt.

Die Fotoaufnahmen wurden an einem dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Frankfurt von der VW-Stiftung zur Verfügung gestellten Rasterelektronenmikroskop (Stereoscan Mark 2) durchgeführt.

1. Einleitung
(Marc Weidmann)

1.1. Geologische Übersicht

Das Molassebecken erstreckt sich als nördlich der Alpen gelegenes Vorlandbecken über eine Region von ungefähr 800 km von der Savoie (Frankreich) im Westen bis in die Region von Linz und Wien im Osten. Es entstand zu Beginn des Oligozäns aus dem marinen Nord-Helvetikum und progredierte während der 25 Mio. Jahre, in denen eine Sedimentation stattfand, weit nach Nordwesten und Norden.

Die Molassesedimentation ist im wesentlichen detritisch und vorzugsweise an die Erosion im Zuge der Bildung des alpinen Reliefs gebunden. Es sind mehrere Schüttungszentren zu erkennen, die eng mit den Mündungsbereichen der alpinen Flüsse verknüpft sind und deren Bedeutung und geographische Lage einem mehrfachen Wechsel unterlagen.

Die Mächtigkeiten der im Molassebecken akkumulierten Sedimente schwanken zwischen einigen 10er Metern in den distalen Regionen (Jura) und über 4000 m im proximalen Teil des Beckens (subalpine Molasse). Die subalpine Molasse ist durch Falten- und vor allem durch Schuppenbau stark tektonisiert. Die unterschiedliche Subsidenz ist eine Konsequenz der tektonischen Belastung des Vorlandes während der verschiedenen Phasen der alpinen Orogenese (foreland-loading).

Die Fazies der Molassesedimente ist von sehr komplexen und sich ständig ändernden Faktoren abhängig: a) von der Subsidenz des Beckens, b) von der Hebung der Alpen, der dann Erosion und eine Wiederbelebung der detritischen Schüttung

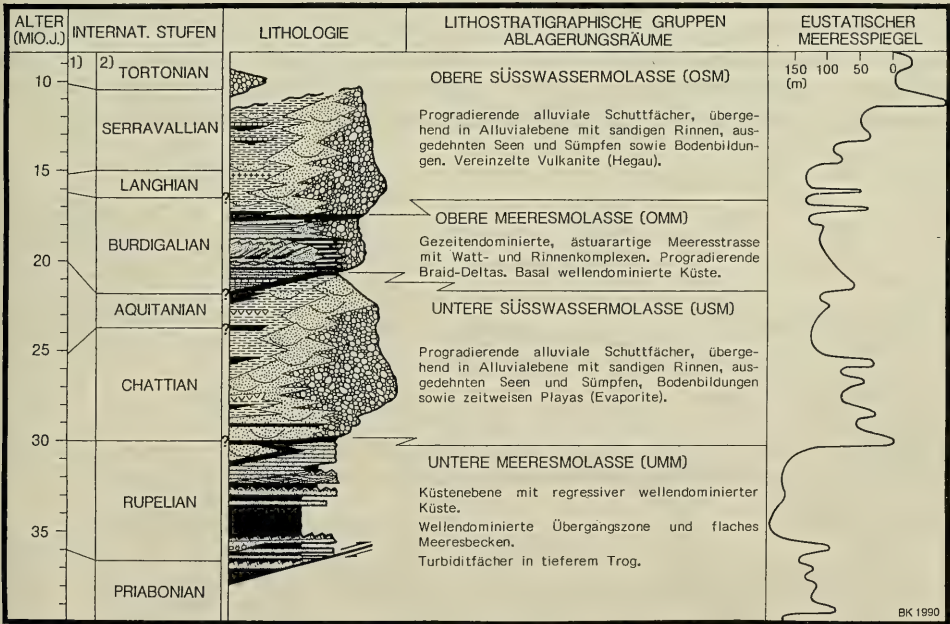


Abb. 1. Sammelprofil des Schweizerischen Molassebeckens (aus KELLER 1990); 1: Grenzen nach HAQ et al. 1987; 2: Grenzen nach BERGGREN et al. 1985 (vgl. hierzu MARTINI, FAHLBUSCH & HAGN 1986).

nachfolgt, c) von den globalen eustatischen Meeresspiegelschwankungen, d) von den lokalen oder globalen Schwankungen des Klimas.

Lithostratigraphisch wird die Molasse in 4 Gruppen eingeteilt, deren Fazies entweder marin oder terrestrisch ist (Abb. 1), was sich in der Namengebung ausdrückt. Jedoch sind diese Namen nicht sehr präzise, denn man beobachtet marine oder brakische Einflüsse in den kontinentalen Ablagerungen und umgekehrt limnische oder brackische Tendenzen in marinen Schichten.

Eine zusammenfassende Darstellung über die Schweizer Molasse findet man in den Arbeiten von HOFMANN (1960), BÜCHI & SCHLANKE (1977), TRÜMPY (1980), HOMEWOOD, ALLEN & WILLIAMS (1986) und HOMEWOOD, RIGASSI & WEIDMANN (1989).

1.2. Herkunft des Materials

Die Mehrzahl der vorliegender Untersuchung zugrunde liegenden Otolithen wurde in Schichten der Unteren Süßwassermolasse (USM) gefunden, einige auch in Ablagerungen der Oberen Süßwassermolasse (OSM). Nur eine Lokalität (Probe Nr. 12) ist stratigraphisch in die basale Obere Meeresmolasse (OMM) einzuordnen. Eine weitere Lokalität (Nr. 102, 103) ist in den Grenzbereich Untere Meeresmolasse – Untere Süßwassermolasse einzustufen.

Alle Otolithen wurden innerhalb des westlichen Teils des Molassebeckens gefunden (Abb. 2), zwischen Annecy (Frankreich) und Freiburg-Bern (Schweiz). Die Proben kommen sowohl aus dem proximalen Teil des Beckens (subalpine Molasse) wie auch aus dem distalen Abschnitt (Synklinalen des Jura).

Im Laufe der letzten 20 Jahre wurde in den Molassesedimenten – mit dem Ziel, die Biostratigraphie der Schweizer Molasseserien zu verfeinern – systematisch nach Kleinsäugerzähnen gesucht. Dies erfolgte vorzugsweise in Sedimenten, die derartige Funde erwarten ließen wie mehr oder weniger siltige Mergel von dunkler Farbe und reichlicher Molluskenführung. Diese Sedimente wurden in großen Mengen geschlämmt und ausgelesen, wobei die hier dokumentierten Otolithen anfielen.

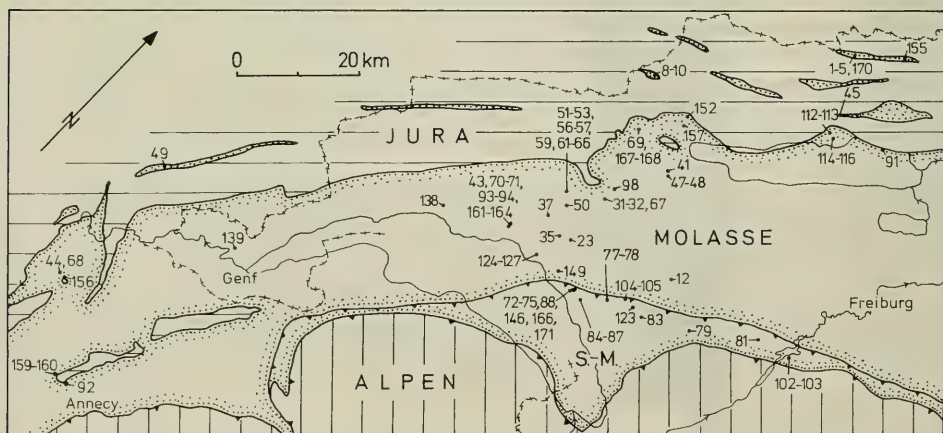


Abb. 2. Geographische Lage der untersuchten Proben und vereinfachte geologische Karte des westlichen Molassebeckens. Die Proben 153–154, 158 und 165 liegen außerhalb der von der Karte erfaßten Region.

S.M. = Subalpine Molasse. +++ = Grenze Frankreich–Schweiz.

Die fossilführenden, dunklen Mergel wurden überwiegend in einem lakustrischen bis sumpfigen Milieu abgelagert, zumeist im Süßwasser (Salzgehalt < 1‰), manchmal sind auch schwach brackische Einflüsse zu verzeichnen (bis zu einer Salinität von 5‰). Die Tiefe der Gewässer erreichte maximal 10 m, so daß das Wasser von der Sonne leicht erwärmt werden konnte (FASEL 1986; REGGIANI 1989).

Die aus den Mergeln gewonnenen tierischen und pflanzlichen Fossilien sind meist sehr gut erhalten und ermöglichen Aussagen zur Biostratigraphie und Paläoökologie. Einige dieser Fossilien sind bereits untersucht worden: Charophyten, Früchte und

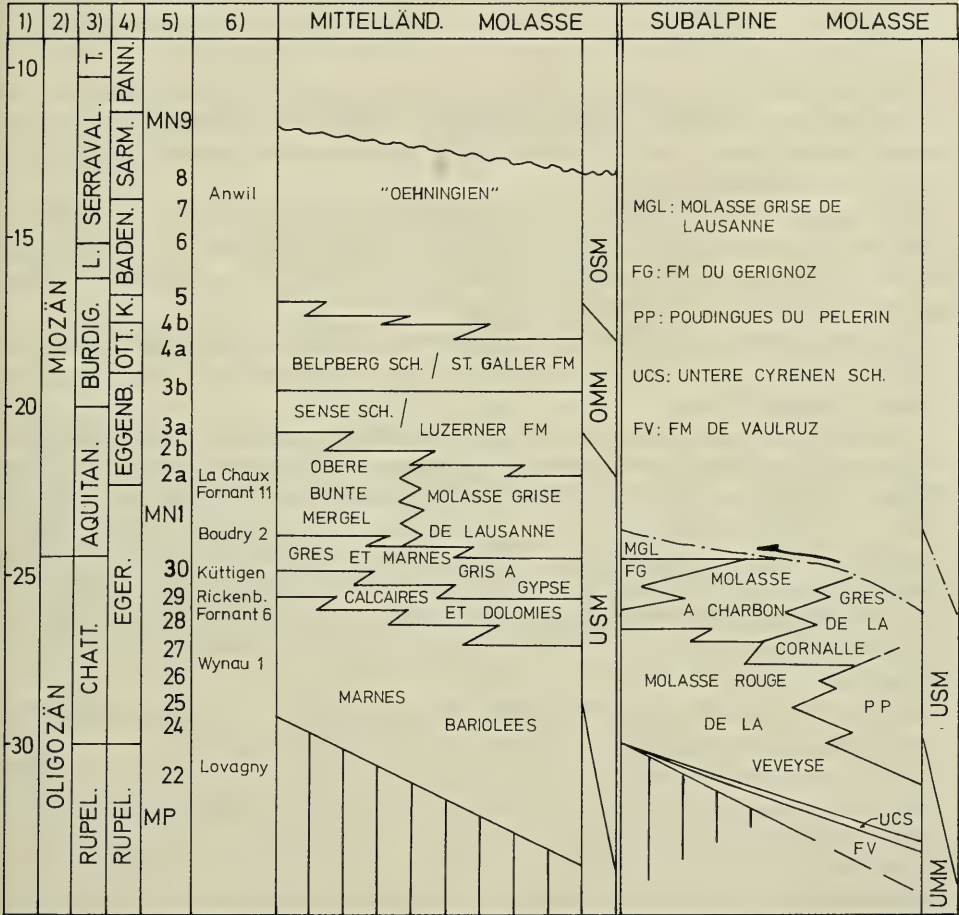


Abb. 3. Darstellung der Molasse-Formationen der westlichen Schweiz. Das stratigraphische Alter der Grenzen zwischen den Formationen kann vorerst in den meisten Fällen nur vermutet werden.

- 1) Mio. Jahre
- 2) Epochen: Grenzen nach HAQ et al. (1987).
- 3) Internationale marine Stufen: Grenzen nach HAQ et al. (1987).
- 4) Paratethys-Stufen: Grenzen nach STEININGER et al. (1990).
- 5) MP Säuger-Einheiten: Zuordnung nach SCHMIDT-KITTLER (1987); MN Säuger-Einheiten: Zuordnung nach STEININGER et al. (1990).
- 6) Referenz-Säugerfaunen in der Molasse: nach ENGESSER (1990); es sind hierbei nur die Niveaus angegeben, die Proben mit bestimmaren Otolithen betreffen.

Samen (BERGER 1983, 1986, 1989), Ostracoden (CARBONNEL & al. 1985) sowie Säuger (ENGESSER & MAYO 1987; ENGESSER 1990).

Abb. 3 gibt einen noch provisorischen und verbesserungswürdigen Überblick über die Formationen, in die die untersuchten Faunen eingeordnet werden können. Die geographische und stratigraphische Herkunft der Faunen, das vermutete Ablagerungsmilieu und die Probennummern sind im Probenverzeichnis im Anhang dieser Arbeit zusammengestellt.

Das gesamte Otolithen-Material ist im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) hinterlegt.

1.3. Bisherige Bearbeitung der Otolithen

Nur wenige Arbeiten wurden bislang den Otolithen der Molasse der Schweiz und der Haute-Savoie gewidmet. Solche Fischreste werden in den frühen zusammenfassenden Darstellungen über die Schweizer Molasse noch nicht erwähnt (HEER 1872, HEIM 1919, BAUMBERGER 1934).

EMMENEGGER (1961: 116) berichtete erstmals über die Anwesenheit von Otolithen in Molassesedimenten, und zwar in mitteloligozänen Schichten der Unteren Meeresmolasse (Formation der Marnes de Vaulruz); diese Otolithen wurden leider weder bestimmt noch sind sie aufbewahrt worden.

VON SALIS (1967) dokumentierte wenige Jahre später eine Otolithenfauna, die aus der Oberen Süßwassermolasse des Entlebuch gewonnen wurde: 13 Arten wurden erkannt, darunter 5 neue.

Nachfolgend isolierte KISSLING aus der Unteren Süßwassermolasse der westlichen Molasse (aus der Formation Calcaires et Dolomies sowie aus der Formation Grès et Marnes gris à gypse) zahlreiche Otolithen, die dann zum Teil durch STINTON & KISSLING (1968) beschrieben wurden. In seiner Doktorarbeit stellt KISSLING (1974) seine Otolithenaufsammlungen präzise zusammen (Taf. 10–29), gibt aber weder Abbildungen noch Bestimmungen an; leider ist diese Sammlung verlorengegangen.

FREI (1979) findet in der Unteren Süßwassermolasse der Ost-Schweiz (Ebnater Schichten) Otolithen, die dann durch STINTON & FREI (1979) untersucht und beschrieben wurden.

MOJON (1983) dokumentiert einige Fisch-Arten anhand von Otolithen aus der Unteren Süßwassermolasse der Region von Boudry (Neuchâtel).

FASEL (1986) erwähnt Otolithen-Faunen aus der Formation der Molasse à charbon (USM, subalpine Molasse), diese wurden durch J. GAUDANT (Paris) bestimmt. GAUDANT (in FASEL 1986) beschränkt sich dabei auf die Angabe von Gattungen; er nennt *Prolebias* SAUVAGE, *Dapalis* GISTEL, *Gobius* s. l. und *Palaeumbra* WEILER. Ein Fundpunkt innerhalb des hier vorliegenden Materials (Nr. 83) entspricht der durch GAUDANT untersuchten Probe „Banc 13251“ (FASEL 1986: Tab. 6). Während GAUDANT für „Banc 13251“ nur Otolithen von *Prolebias* nennt, wurden in dem Material des Fundpunktes Nr. 83 Sagitten von *Palaeolebias oviformis* n. sp. und von *Dapalis rhomboidalis* STINTON & KISSLING gefunden. Vermutlich verbergen sich allgemein unter den von GAUDANT als *Prolebias* bestimmten Sagitten einige der neuen *Palaeolebias*-Arten, da diese weitaus häufiger in der Molasse der West-Schweiz und Haute-Savoie zu finden sind als echte *Prolebias*-Arten.

Schließlich gelang ANGELILLO (1987) die Aufsammlung von Otolithen aus der Formation Grès et Marnes gris à gypse; dieses Material wurde durch P. A. M. GAEMERS (Leiden) bestimmt. GAEMERS (in ANGELILLO 1987) faßt die vorliegenden

Cyprinodontiden-Sagitten unter „Cyprinodontidarum *symmetricus* WEILER“ zusammen und bemerkt dazu, daß diese Art extrem variabel sei. Außerdem gibt er u. a. *Dapalis rhomboidalis* STINTON & KISSLING und „Umbridarum *dentifer* (STINTON & KISSLING)“ [= *Atherina dentifera* nov. comb.] an. Im vorliegenden Material entspricht die Probe Nr. 139 in etwa den Fundpunkten, aus denen ANGELILLO Otolithen isolieren konnte. Leider lieferte sie nur eine sehr arme Fauna (*Palaeolebias* sp., *Atherina* sp.). Es ist aber anzunehmen, daß sich unter den von GAEMERS als „Cyprinodontidarum *symmetricus* WEILER“ bestimmten Sagitten mehrere der neuen *Palaeolebias*-Arten verbergen, da die aus dem Mainzer Becken bekannte Art *Palaeolebias symmetricus* (WEILER) in dem hier vorliegenden, reichhaltigen Material nicht gefunden wurde.

2. Systematische Beschreibung der Otolithen

(Bettina Reichenbacher)

Klasse Osteichthyes HUXLEY 1880

Unterklasse Actinopterygii KLEIN 1885

Überordnung Teleostei MÜLLER 1846

Ordnung Salmoniformes BLEEKER 1859

Familie Umbridae BLEEKER 1859

Mikroumbra n. gen.

Typus-Art: *Mikroumbra ringadei* (STEURBAUT) nov. comb.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus (griech.) mikrós = klein und Umbra nach *Umbra* SCOPOLI; wegen der geringen Größe der Sagitten gegenüber der verwandten *Umbra* SCOPOLI.

Diagnose. — Nahezu rechteckige Sagitten mit im allgemeinen glatten Rändern und mäßig entwickeltem, vorragendem Rostrum. Der Dorsalrand ist breit gewölbt und endet mit rundem Bogen im steil abfallenden Hinterrand. Der postventrale Umgang ist annähernd rechtwinklig ausgebildet. Der Sulcus weist eine leicht bis deutlich schräge Lage auf, er beginnt submedian und endet median oder suprmedian. Das gegenüber der Cauda vertiefte Ostium besitzt eine kelch- bis trichterförmige Form; die zumeist in einer postcaudalen Bucht endende, gerade Cauda ist etwa genauso lang wie das Ostium. Eine Crista inferior ist stets vorhanden. Die größte bisher gefundene Sagitta erreicht eine Länge von 1,48 mm.

Bemerkung. — Aus der Familie Umbridae sind bislang 6 Gattungen bekannt. Rezent vertreten (mit insgesamt 5 Arten) sind die Gattungen *Umbra* SCOPOLI, *Dallia* SCHULTZ und *Novumbra* SCHULTZ. Die rezenten Arten sind *Umbra krameri* WALBAUM 1792 (Slowakei), *Umbra limi* KIRTLAND 1840, *Umbra pygmaea* (DE KAY 1842) (beide USA), *Dallia pectoralis* (BEAN 1880) (NE-Sibirien, Alaska) und *Novumbra hubbsi* (BEAN 1880) (USA).

Von *Novumbra* und *Umbra* sind außerdem einige fossile Vertreter bekannt, wie z. B. *Novumbra oregonensis* CAVENDER 1969 aus dem Oligozän der USA. Als fossile Arten von *Umbra* sind *Umbra praekrameri* WEINFURTER 1950, *Umbra valida* STINTON 1977 (syn.: *Umbra dialata* (FROST 1933)) und *Umbra weileri* MARTINI 1965 beschrieben worden. Die von SALIS (1967) dokumentierte „*Umbra praekrameri*“ gehört weder zur Art *praekrameri* noch zu einer der bekannten fossilen oder rezenten Arten (REICHENBACHER, in Vorb.).

Von den fossilen Arten stellt NOLF (1985) *U. praekrameri* und *U. valida* zur fossilen Gattung *Palaeoesox* VOIGT (vgl. unten). Nach meinen Untersuchungen dürfte allerdings nur die Art *praekrameri* – aufgrund der Form und der kennzeichnenden postcaudalen Kerbe – zu *Palaeoesox* gehören. *Umbra valida* ähnelt aufgrund ihrer Form der rezenten *U. krameri*, allerdings stimmt die Lage des Sulcus nicht ganz überein. Dennoch halte ich die von STINTON (1977) vorgenommene generische Zuordnung für die zutreffende.

Hinsichtlich *U. weileri* weist WEILER (1973: 458) auf die bestehende Ähnlichkeit mit der rezenten *Novumbra hubbsi* hin, so daß auch *U. weileri* möglicherweise kein echter Vertreter von *Umbra* ist.

Dallia ist bisher nur rezent bekannt.

In die Familie Umbridae werden außerdem 3 fossile Gattungen gestellt. Die Diagnose der Gattung *Palaeoesox* VOIGT 1934 erfolgte anhand von Skelettfunden. Die Art *Palaeoesox fritzschei* VOIGT 1934 ist durch Skelettfunde mit Otolithen in situ bekannt. Hinzuzufügen ist, daß die von VOIGT (1934) postulierte systematische Zuordnung von *Palaeoesox* zur Familie der Esocidae von WEILER (1973) als Irrtum erkannt und revidiert wurde.

Die Gattung *Palaeumbra* wurde von WEILER (1973) anhand von Otolithen-Funden aufgestellt. Sie umfaßte bisher 2 Arten: *Palaeumbra moguntina* WEILER 1973 und *Palaeumbra? acutirostris* WEILER 1973. „*Palaeumbra?*“ *acutirostris* ist jedoch auffallend kleiner als *P. moguntina*, und das Ostium weist nicht die für *Palaeumbra* kennzeichnende elliptische, sondern eine kelchförmige Form auf. Insgesamt zeigt „*Palaeumbra?*“ *acutirostris* die typischen Merkmale der neuen fossilen Gattung *Mikroumbra* und wird daher zu dieser gestellt. Der beim Holotypus von *Mikroumbra acutirostris* (WEILER) nov. comb. etwas nach hinten ausgestellte postventrale Umgang ist nicht art- oder genotypisch, sondern fällt in das Spektrum der Variabilität; die Paratypen zeigen den für *Mikroumbra* bezeichnenden, nahezu rechteckigen postventralen Umgang (vgl. WEILER 1973: Abb. 3–5).

Schließlich ist die nur auf Skelettfunden basierende Gattung *Proumbra* SYČEVSKAJA 1968 anzuführen; die einzige Art ist *Proumbra irtyschensis* SYČEVSKAJA 1968.

Nach den Untersuchungen durch WEILER (1973) ist bei den Vertretern der Familie Umbridae die äußere Form der Sagitten genotypisch. Dazu sind aber – nach den eigenen Untersuchungen – auch die Größe der Sagitten und die Lage und Ausbildung des Sulcus von Bedeutung.

Um die Notwendigkeit zu verdeutlichen, eine neue fossile Gattung für die Familie Umbridae einzuführen, werden im folgenden die genotypischen Merkmale der Sagitten der bereits bekannten rezenten und fossilen Gattungen zusammengestellt (vgl. dazu WEILER 1973: 457 f.).

Von *Proumbra* sind noch keine Sagitten bekannt geworden, jedoch läßt das auf West-Sibirien (Ober-Oligozän) beschränkte Vorkommen der Gattung *Proumbra* auf einen Endemismus – vergleichbar der Verbreitung der rezenten Gattungen, insbesondere *Dallia* – schließen, so daß *Proumbra* hier sehr wahrscheinlich außer Betracht gelassen werden kann.

Sagitten der Gattung *Umbra* SCOPOLI zeigen die Form eines oben abgeplatteten Dreiecks. Sie besitzen eine Länge bis etwa 3 mm, einen hoch gewölbten, grob gezackten Dorsalrand und ein langes, kräftiges Rostrum. Der Sulcus verläuft median und gerade. Er ist in eine kurze, schmale Cauda mit abgerundetem Ende und ein langes, kelchförmiges Ostium gegliedert. Der Übergang Ostium–Cauda ist häufig

durch ein stegartiges Colliculum, das sehr schmal oder auch etwas breiter sein kann, markiert.

Vertreter von *Novumbra* SCHULTZ sind nur etwa 1,3 mm groß und durch eine abgerundet-rechteckige, gedrungene Gestalt gekennzeichnet. Der Dorsalrand ist kaum gewölbt und fast glatt, das Rostrum ist breit und kurz. Der Sulcus verläuft – im Gegensatz zu *Umbra* – schräg, er zieht von vorne/unten nach hinten/oben (d. h. er beginnt submedian und endet suprmedian). Ein weiterer Unterschied gegenüber *Umbra* ist die Gliederung des Sulcus. Dieser wird fast völlig von dem großen, breiten, trichterförmigen Ostium eingenommen, die sehr kleine Cauda besitzt eine runde Form. Am Übergang Ostium–Cauda ist ein kleines Colliculum erkennbar.

Von *Dallia pectoralis* lagen mir keine Otolithen vor. Nach den Angaben von CAVENDER (1969) lassen sich die Otolithen dieser in NE-Sibirien und Alaska lebenden Art von allen anderen Umbriden-Otolithen durch sehr geringe Dicke unterscheiden.

Die bislang bekannten Otolithen von *Palaeoesox* VOIGT erreichen eine Länge bis 3,4 mm. Sie sind insbesondere durch die kantige Form und die tief eingeschnittene postcaudale Bucht charakterisiert. Der Sulcus besitzt wie bei *Novumbra* eine schräge Lage, im Unterschied zu *Novumbra* ist er in eine relativ lange Cauda und ein genauso langes, trichterförmiges Ostium unterteilt.

Palaeumbra WEILER erreicht eine Länge von 2,8 mm und ist durch die länglich-eiförmige Form und ein breites, mäßig langes, vorne abgerundetes Rostrum gekennzeichnet. Die Lage des Sulcus ist nicht ganz gerade, jedoch nicht so schräg wie bei *Novumbra* oder *Palaeoesox*. Besonders kennzeichnend für diese Gattung ist die Ausbildung des Sulcus; im Unterschied zu *Umbra*, *Novumbra* und *Palaeoesox* sind Ostium und Cauda jeweils elliptisch geformt, und die Cauda ist nur wenig kürzer als das Ostium. In Übereinstimmung mit den anderen Gattungen liegt am Übergang Ostium–Cauda ein pfeiler- oder stegförmiges Colliculum vor.

Die neue Gattung *Mikroumbra* unterscheidet sich somit durch ihre Kleinheit und die nahezu rechteckige Form sowie infolge der Ausprägung des Sulcus von den bekannten rezenten und fossilen Gattungen.

Beziehung. – Durch die übereinstimmende Größe und die Lage des Sulcus scheint *Mikroumbra* n. gen. der rezenten *Novumbra* nahe zu stehen. Die Ausbildung des Sulcus ist jedoch verschieden und stimmt am besten mit den Merkmalen von *Umbra* überein, was gleichfalls für nahe Verwandtschaft spricht. Da *Novumbra* sowohl rezent wie auch fossil auf die USA beschränkt ist, ist die Ähnlichkeit zu *Mikroumbra* vermutlich nicht auf eine phylogenetische Beziehung, sondern eher auf die Entwicklung gleicher Merkmale aufgrund übereinstimmender Lebensweise und ökologischer Bedingungen (Konvergenz) zurückzuführen.

Mikroumbra acutirostris (WEILER) nov. comb.

Taf. 1, Fig. 10, 15

v *1973 *Palaeumbra?* *acutirostris* n. sp. – WEILER, Erster Nachweis von Otolithen der Familie Umbridae im Tertiär des Mainzer Beckens, S. 458–460, Abb. 3–5.

Material: 4 Sagitten, 2 davon abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58053–58055.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz und des Schweizer Jura. 2 Exemplare wurden in der Formation du Gèrignoz gefunden, 2 weitere in Schichten, die der Formation Obere Bunte Mergel entsprechen dürften.

Fundpunkte: R. du Gèrignoz (Nr. 81), La Chaux (Nr. 8, 10).

Fazies: Limnisch.

Beschreibung. — Innenseite flach, Außenseite im Bereich des Rostrums konkav, ansonsten konvex und im hinteren Bereich verdickt. Dorsalrand gewölbt, fein gekerbt oder schwach gewellt. Postdorsaler Umgang abgeschrägt oder abgerundet, Hinterrand steil oder nach hinten/unten abfallend und mit postcaudaler Einbuchtung versehen. Postventraler Umgang abgerundet, Ventralrand schwach bis stark konvex. Das kräftige Rostrum ragt gegenüber dem kleinen, abgerundeten oder zugespitzten Antirostrum deutlich hervor. Lage und Ausbildung des Sulcus wie bei der Typus-Art *Mikroumbra ringeadei* (siehe dort).

Maße der Sagitten: Länge: 0,60–1,28 mm

Höhe: 0,44–1,00 mm

Länge/Höhe: 1,22–1,36

Variabilität. — Die Art weist eine variable Form des Ventralrandes auf (schwach oder kräftig gewölbt). Gleichfalls variabel ist der postventrale Umgang, der beim Holotypus (vgl. WEILER 1973: Abb. 3) und bei dem auf Taf. 1, Fig. 15 abgebildeten Exemplar nach hinten verlängert ist, bei den übrigen Exemplaren (vgl. WEILER 1973: Abb. 4–5 und vorliegende Arbeit Taf. 1, Fig. 10) dagegen einfach abgerundet ist.

Beziehung. — Von *Umbridarum crassus* (WEILER) läßt sich *Mikroumbra acutirostris* durch ihre geringe Größe und das kelchförmige Ostium unterscheiden. Gegenüber *Mikroumbra ringeadei* (STEURBAUT) zeigt *M. acutirostris* eine mehr abgerundete Form, insbesondere einen konvexen Ventralrand sowie ein weiter hervorspringendes Rostrum.

Bemerkung. — Die Zuordnung der von WEILER (1973) als *Palaeumbra? acutirostris* beschriebenen Art zu *Mikroumbra* erfolgt aufgrund der Kleinheit der Art, der kelchförmigen Form des Ostiums und der in den Grundzügen zumeist rechteckigen Gestalt.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 30) bis Unter-Miozän (Aquitän, MN 2a; ?Burdigal).

Sonstige Vorkommen: Mainzer Becken (Obere Hydrobien-Schichten).

Mikroumbra longirostrata n. sp.

Taf. 1, Fig. 13

Holotypus: Linke Sagitta, Taf. 1, Fig. 13, SMNS Inv.-Nr. 58056/1.

Locus typicus: Talent 11 (Nr. 98).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Marnes bariolées).

Derivatio nominis: von (lat.) longus = lang und (lat.) rostratus = mit einem Rostrum versehen; nach der die Form der Sagitta prägenden Ausbildung des Rostrums.

Paratypus: 1 nicht ganz vollständiges Exemplar, SMNS Inv.-Nr. 58056/2.

Material: 2 Sagitten.

Fazies: Fluvial oder limnisch.

Diagnose. — Nahezu rechteckige Sagitta mit einem breiten, flachen Dorsalrand, einem langen, spitzen Rostrum und einem nach hinten herausragenden, beulenförmigen postventralen Umgang.

Beschreibung. — Innenseite flach, Außenseite im hinteren Teil der Sagitta verdickt, im Bereich des Rostrums konkav und in der Mitte des Dorsalrandes mit einer kurzen, nach unten zeigenden Furche versehen. Der glatte, breite Dorsalrand ist sehr flach gewölbt und oben abgeplattet. Postdorsaler und prädorsaler Umgang jeweils abgerundet. Der Hinterrand fällt vom Dorsalrand zunächst ein kleines Stück steil ab, ist dann in Höhe der Cauda ein wenig eingebuchtet und endet im nach hinten her-

ausragenden, beulenförmigen postventralen Umgang. Der lange, glatte Ventralrand ist leicht gewölbt und mündet in ein weit hervortretendes, vorne zugespitztes Rostrum. Ein Antirostrum ist nicht vorhanden, die Excisura ist flach und breit V-förmig. Der etwa median gelegene Sulcus besitzt eine leicht schräge Lage (von vorne/unten nach hinten/oben). Er ist nur undeutlich in ein breit V-förmiges Ostium und eine gerade Cauda gegliedert, die in einer postcaudalen Bucht endet. Die Crista superior ist als abgestumpfte Erhebung kaum zu erkennen, die schmale, gratförmige Crista inferior ist dagegen gut entwickelt. Eine schwach eingetiefte, längliche Area und eine nur im postventralen Bereich deutlich erkennbare Ventrallinie sind vorhanden.

Maße des Holotypus: Länge: 1,48 mm

Höhe: 1,05 mm

Länge/Höhe: 1,41

Beziehung. — *Mikroumbra longirostrata* n. sp. läßt sich durch ihre charakteristische Gestalt von *Mikroumbra ringeadei* (STEURBAUT) unterscheiden. Die Zuordnung zur Gattung *Mikroumbra* erfolgt aufgrund der nahezu rechteckigen Form und der Lage und Ausbildung des Sulcus. Von Arten der Gattung *Palaeoesox* unterscheidet sich die neue Art durch den flachen, abgeplatteten Dorsalrand und das gut entwickelte, weit vorragende Rostrum.

Bemerkung. — Aufgrund der charakteristischen Gestalt dieser Sagitten erscheint die Aufstellung einer neuen Art für nur 2 Exemplare gerechtfertigt. *Mikroumbra longirostrata* n. sp. kommt in stratigraphisch etwas älteren Schichten und möglicherweise auch in anderer Fazies (fluviatil) vor als *M. ringeadei*.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 27).

Mikroumbra ringeadei (STEURBAUT) nov. comb.

Taf. 1, Fig. 1–9

*1978 „genus Umbridarum“ *ringeadei* n. sp. — STEURBAUT, Otolithes de formations continentales du Midi de la France, S. 180–181, Taf. 1, Fig. 2–6.

Material: 21 Sagitten, einige abgebildet auf Taf. 1, Fig. 1–9, SMNS-Inv.-Nr. 58057–58062.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz. Fast alle Sagitten stammen aus der Formation Calcaires et Dolomies, nur 1 Exemplar wurde in der Formation Marnes bariolées gefunden.

Fundpunkte: Cossonay (Nr. 61, 64), Talent 18 (Nr. 67), La Morges (Nr. 70, 93).

Fazies: Limnisch, für 2 Exemplare wird „vermutlich limnische Fazies“ angegeben.

Beschreibung: Sagitten von nahezu rechteckigem Umriß, mit glatten Rändern und einem kräftigen, mäßig langen, vorne abgestutzten Rostrum. Der Sulcus ist durch ein großes, kelchförmiges Ostium gekennzeichnet.

Innenseite flach bis schwach konvex, Außenseite im Bereich von Rostrum und Ventralrand konkav, ansonsten schwach konvex und etwas hinter der Mitte mit einer rundlichen Aufwölbung versehen. Bei einigen Exemplaren verläuft auf der Außenseite eine kurze, seichte Rinne von der Mitte des Dorsalrandes nach unten. Der Dorsalrand ist mäßig oder hoch gewölbt und geht mit breiter Rundung in den steil und zumeist senkrecht abfallenden Hinterrand über. Der fast rechtwinklige, postventrale Umgang ist kantig oder sehr schwach abgerundet. Der gerade oder leicht konvexe oder ein wenig nach vorne ansteigende Ventralrand mündet in ein kräftiges Rostrum, das gegenüber dem kleinen, abgerundeten Antirostrum hervortritt. Das Rostrum verjüngt sich nach vorne und ist an seinem Ende leicht abgestutzt. Eine flache,

U-förmige Excisura ist nur bei den größeren Sagitten ausgebildet. Der die Sagitten ein wenig schräg von vorne/unten nach hinten/oben durchziehende Sulcus ist in ein großes, gegenüber der Cauda vertieftes, kelchförmiges Ostium und eine schmale, gerade Cauda unterteilt. Eine postcaudale Bucht ist im allgemeinen vorhanden. Die Dorsalwand der Cauda ist verhältnismäßig hoch, die für die Esocidae kennzeichnende radiale Furchung (WEILER 1973: 465) der Dorsalwand der Cauda ist nicht erkennbar, was aber vermutlich auf die nicht so gute Erhaltung der Sagitten zurückgeführt werden kann. Eine relativ stumpfe Crista superior steht einer schmalen, gratförmigen Crista inferior gegenüber. Eine halbmondförmige Area ist nur bei wenigen Stücken andeutungsweise erkennbar, eine Ventrallinie ist nicht vorhanden.

Maße der Sagitten: Länge: 0,96–1,42 mm

Höhe: 0,72–1,20 mm

Länge/Höhe: 1,11–1,43

Variabilität. — Die Variabilität dieser ziemlich primitiv ausgebildeten Sagitten ist verhältnismäßig hoch. Das Länge/Höhe-Verhältnis variiert zwischen 1,1 und 1,4, wobei es innerhalb des vorliegenden Materials mit zunehmender Länge der Sagitten abnimmt. Die Wölbung des Dorsalrandes ist gleichfalls unterschiedlich (hoch oder mäßig gewölbt, höchste Stelle im hinteren Bereich oder in der Mitte). Eine Sagitta (vgl. Taf. 1, Fig. 8) weist einen winzigen Medianknick in der Mitte des Dorsalrandes und einen etwas mehr gewölbten Ventralrand auf. Schließlich muß noch auf die gleichfalls ein wenig variierende Lage des Sulcus (fast gerade bis schräg) und die unterschiedliche Breite des Ostiums (schlank oder breit V-förmig) hingewiesen werden.

Beziehung. — Die vorliegenden Sagitten stimmen aufgrund ihrer Größe, der rechteckigen Form und der Lage und Ausbildung des Sulcus mit den von STEURBAUT (1978) erstmals aus dem Unter-Miozän des Aquitaine-Beckens dokumentierten „genus Umbridarum“ *ringeadei* überein. Von den übrigen bekannten Arten aus der Familie Umbridae läßt sich die Art durch die rechteckige, längliche Form unterscheiden. Die von SALIS (1967) dokumentierte „*Umbra praeokrakeri* WEINFURTER“ gehört — wie bereits erwähnt — nicht zur Art *praeokrakeri* und unterscheidet sich von *M. ringeadei* durch den in den Hinterrand mündenden Sulcus und das sehr schwach entwickelte Rostrum.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29) bis Unter-Miozän (Aquitane).

Sonstige Vorkommen: Südwest-Frankreich (Aquitane-Becken).

Mikroumbra aff. *ringeadei* (STEURBAUT)

Taf. 1, Fig. 11–12

Material: 2 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58063, 58064.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse (Marnes bariolées) der West-Schweiz.

Fundpunkt: Valeyres/Rances (Nr. 69, 167).

Fazies: Limnisch.

Beschreibung. — Relativ hohe, in den Grundzügen rechteckige Sagitten mit schwach konvexen Innen- und Außenseiten. Die Verdickung auf der Außenseite im hinteren Teil der Sagitta ist nicht so deutlich ausgeprägt wie bei *Mikroumbra ringeadei* (STEURBAUT). Der Dorsalrand ist mäßig gewölbt und fein gekerbt oder einfach gewellt. Der Übergang zum steil abfallenden Hinterrand ist gerundet, der post-ventrale Umgang etwa rechtwinklig. Der Ventralrand ist gerade oder er steigt nach vorne/oben an, in der Mitte ist er ein wenig gewellt. Er endet in einem breiten,

kurzen, vorne abgerundeten Rostrum, das gegenüber dem als kleiner Höcker oder stumpfe Spitze entwickelten Antirostrum hervortritt. Eine kleine, U-förmige Excisura ist nur bei einem Exemplar vorhanden. Der Sulcus besitzt die für *Mikroumbra* kennzeichnende Lage und Ausbildung, eine postcaudale Bucht ist vorhanden. Die Crista superior ist stumpf und nur schwach entwickelt, die lange Crista inferior ist schmal und gratförmig und bei einem Exemplar im hinteren Bereich etwas verdickt. Eine gebogene, am Dorsalrand endende Area ist vorhanden, eine Ventrallinie angedeutet.

Maße der Sagitten: Länge: 0,92 mm; 1,04 mm
 Höhe: 0,92 mm; 0,88 mm
 Länge/Höhe: 1,0; 1,18

Bemerkung. — *Mikroumbra* aff. *ringeadei* (STEURBAUT) läßt sich durch das stumpfe Rostrum, das hervortretende Antirostrum und die hohe, gedrungene Form von *M. ringeadei* (STEURBAUT) und *M. longirostrata* n. sp. unterscheiden. Da nur 2 verhältnismäßig kleine Exemplare vorliegen und es nicht auszuschließen ist, daß auch diese Stücke in das hohe Variabilitätsspektrum von *M. ringeadei* fallen, werden weitere Funde abgewartet und von der Aufstellung einer neuen Art vorerst abgesehen.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 28).

Sagitta unsicherer Gattungszugehörigkeit

Umbridarum sp.

Taf. 1, Fig. 14

Material: 1 Sagitta, SMNS Inv.-Nr. 58065.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz.

Fundpunkt: Boudry/Viaduc (Nr. 114).

Fazies: Brackisch.

Beschreibung. Die Sagitta besitzt einen länglich-rundlichen Umriss. Der Dorsalrand ist gewölbt und mündet an der schwach ausgeprägten postdorsalen Ecke in den steil abfallenden, kurzen Hinterrand. Vom abgerundeten postventralen Umgang verläuft der sehr flach gewölbte Ventralrand zum breiten, vorne abgestutzten, sehr kurzen Rostrum. Das Antirostrum ist klein und abgerundet, eine Excisura ist nicht ausgebildet. Der median gelegene, gerade Sulcus ist in ein kurzes, breit V-förmiges Ostium und eine längere, schlanke Cauda unterteilt. Die Cauda ist mit zarten, pfeiler- und bogenförmigen Skulpturen besetzt. Die Crista superior ist durch eine Verdickung am Oberrand des Sulcus angedeutet, die Crista inferior als schmale Leiste gut entwickelt. Die längliche Area ist deutlich eingetieft, eine Ventrallinie fehlt.

Maße der Sagitta: Länge: 0,62 mm
 Höhe: 0,53 mm
 Länge/Höhe: 1,17

Beziehung. — Die Sagitta läßt sich durch ihre rundliche Form und das kaum hervortretende Rostrum keiner bekannten Gattung zuordnen. Die systematische Stellung in der Familie Umbridae erfolgt aufgrund der kennzeichnenden Ausbildung des Sulcus.

Bemerkung. — Vertreter der Familie Umbridae sind sowohl rezent wie auch fossil nur aus limnischer oder fluviatiler Fazies bekannt. Daher dürfte das Vorkommen von *Umbridarum* sp. in dem Fundpunkt bei Boudry (Nr. 114), für den brackische Fazies nachgewiesen ist, auf Einschwemmung zurückzuführen sein.

Stratigraphische Reichweite: Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).

Ordnung Atheriniformes ROSEN 1964
Familie Cyprinodontidae AGASSIZ 1834

Gattung *Prolebias* SAUVAGE 1874

Prolebias boudryensis n. sp.

Taf. 2, Fig. 1–4

Holotypus: Rechte Sagitta, Taf. 1, Fig. 3, SMNS Inv.-Nr. 58066/1.

Locus typicus: Boudry/Viaduc (Nr. 114).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Grès et Marnes gris à gypse).

Derivatio nominis: Nach dem Locus typicus Boudry/Schweiz.

Paratypen: 6 Sagitten, 3 davon abgebildet auf Taf. 2, Fig. 1–2 und 4, SMNS Inv.-Nr. 58066/2–7.

Material: 7 Sagitten.

Fazies: Brackisch.

Diagnose. — Rundliche Sagitten, deren Dorsalrand mit einem schlanken Zipfel versehen ist.

Beschreibung. — Form rundlich, Innen- und Außenseite sehr schwach konvex. Der Dorsalrand ist mäßig gewölbt und mit einem etwas hinter der Mitte liegenden, schlanken Zipfel versehen. Hinter dem Zipfel fällt der Dorsalrand relativ steil zum breit gerundeten, glatten Hinterrand ab. Der postventrale Umgang ist abgerundet oder mit einer schwachen Kante versehen und mündet dann in den geraden oder wenig gewölbten, glatten Ventralrand. Das kurze, kräftige Rostrum ist vorne breit abgerundet, es springt gegenüber dem Antirostrum nicht oder nur sehr wenig hervor. Die U- bis breit V-förmige Excisura ist tief eingeschnitten. Das gut entwickelte, große Antirostrum ist als stumpfe Spitze oder rundliche Erhebung ausgebildet. Der Sulcus ist median gelegen und nur undeutlich in ein sehr kleines, gegenüber der Cauda kaum vertieftes Ostium und eine flach eingetieft, lange Cauda unterteilt. Die Cauda ist leicht geschwungen, sie knickt im hinteren Teil nach hinten/unten ab und endet rund. Eine Crista superior ist nur im mittleren Teil der Cauda deutlich ausgebildet, die Crista inferior fehlt oder sie ist als sehr schmale Leiste vorhanden. Das Ventralfeld ist flach gewölbt, manchmal ist es unterhalb der Cauda ein wenig verdickt. Die Ventrallinie fehlt, die rundliche bis ovale Area ist deutlich eingetieft.

Maße des Holotypus: Länge: 0,80 mm

Höhe: 0,84 mm

Maße der Sagitten: Länge: 0,64–0,84 mm

Höhe: 0,72–0,84 mm

Länge/Höhe: 0,90–1,05

Variabilität. — Die Variabilität betrifft das L/H-Verhältnis (zumeist unter 1, selten auch darüber), die Ausbildung des postventralen Umgangs (gut gerundet oder etwas kantig) und den vorderen Teil des Unterrandes der Cauda (gerade oder leicht konkav). Auch die Form des Antirostrums unterliegt geringen Schwankungen (stumpfe Spitze oder rundliche Erhebung).

Beziehung. — *Prolebias boudryensis* n. sp. besitzt hinsichtlich der Form Ähnlichkeit mit einigen anderen *Prolebias*-Arten, von denen Vergleichsstücke zur Verfügung standen:

Prolebias altus WEILER 1963 aus dem Ober-Oligozän und dem Unter-Miozän des Mainzer Beckens ist etwas höher und besitzt ein weiter hervortretendes Rostrum (vgl. Taf. 2, Fig. 13).

Kleine Exemplare des oberoligozänen bis untermiozänen *Prolebias meyeri* (AGASSIZ 1839) (vgl. Taf. 2, Fig. 5–6, 14) lassen sich durch die unregelmäßigere Form, insbesondere den kürzeren und stärker gewölbten, rundlicheren Ventralrand von *P. boudryensis* unterscheiden. Außerdem weist *P. meyeri* einen kürzeren und stumpferen Zipfel auf sowie eine weniger breite Excisura und ein schwächer entwickeltes Antirostrum. Große Exemplare, die sich außerdem durch die gestrecktere Form von *P. boudryensis* unterscheiden, sind bislang als *Prolebias praecursor* WEILER 1929 von *P. meyeri* (AGASSIZ) abgetrennt worden. Es handelt sich jedoch auch bei diesen Sagitten um *P. meyeri*, worauf bei der Beschreibung von *P. meyeri* aus der USM der West-Schweiz im folgenden noch näher eingegangen wird.

Prolebias weileri SALIS 1967 aus dem Grenzbereich Unter-/Mittel-Miozän der Zentral-Schweiz läßt sich durch das stärker betonte, längere Rostrum und den weitaus stumpferen und kürzeren dorsalen Zipfel von *P. boudryensis* unterscheiden.

Prolebias napfi SALIS 1967 besitzt gegenüber *P. boudryensis* eine rundlichere Form, und sein dorsaler Zipfel ist flacher und stumpfer. Außerdem zeigt *P. napfi* – im Unterschied zu *P. boudryensis* – ein äußerst schwach entwickeltes Antirostrum und eine nur angedeutete Excisura.

Stratigraphische Reichweite: Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).

Prolebias meyeri (AGASSIZ) WEILER 1963

Taf. 2, Fig. 5–8, 10–11, 14

*1839 *Lebias meyeri*. – AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, Bd. 5.

1929 *Prolebias praecursor* sp. n. – WEILER, *Prolebias praecursor* sp. n. aus den Süßwasserschichten des Cyrenenmergels, S. 110–111, Taf. 6, Fig. 14.

v 1963 *Prolebias meyeri* (AGASSIZ). – WEILER, Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, S. 25–27, Abb. 74–79, Taf. 2, Fig. 5.

v 1963 *Prolebias praecursor* WEILER. – WEILER, Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, S. 27–29, Abb. 84–89.

1978 *Prolebias praecursor* WEILER. – STEURBAUT, Otolithes de formations continentales du Midi de la France, S. 181–182, Taf. 1, Fig. 23–28.

Material: 25 Sagitten, 6 davon abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58067.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz (Grès et Marnes gris à gypse).

Fundpunkt: Boudry/Viaduc (Nr. 114).

Fazies: Brackisch.

Beschreibung. – Die Sagitten unterliegen hinsichtlich der Form einer ziemlich hohen ontogenetischen Variabilität. Juvenile Exemplare sind rundlich mit einem L/H-Index um 1,0 oder etwas darunter. Außerdem besitzen sie einen gewölbten Ventralrand. Adulte Stücke sind mehr gestreckt und zeigen einen geraden oder flach gewölbten Ventralrand, ihr L/H-Index beträgt um 1,2. Die allmähliche Zunahme des L/H-Verhältnisses mit dem Wachstum der Sagitten ist an dem vorliegenden Material gut zu beobachten. Alle anderen Merkmale stimmen bei juvenilen und adulten Exemplaren überein:

Die Innenseite ist flach, die Außenseite schwach konvex. Der flach gewölbte Dorsalrand ist in der Mitte mit einem breiten, kurzen, stumpf zugespitzten Zipfel versehen. Der Hinterrand ist breit gerundet, etwa in seiner Mitte ist häufig eine Kante ausgebildet. Der Übergang zum geraden und glatten Ventralrand ist gerundet oder leicht abgeschrägt. Das vorne breit gerundete oder abgestutzte Rostrum ragt nur wenig gegenüber dem stumpf zugespitzten (bei adulten Ex.) oder rundlichen (bei juvenilen Ex.) Antirostrum hervor. Die V-förmige Excisura ist mäßig tief oder nur sehr flach eingeschnitten. Der median gelegene Sulcus ist nicht oder kaum wahr-

nehmbar in ein offensichtlich sehr kleines Ostium und eine lange, gerade, im hinteren Teil nach unten gebogene und mit rundem Ende schließende Cauda gegliedert. Eine nicht sehr kräftige Crista superior steht einer noch schwächer entwickelten Crista inferior gegenüber. Die Ventrallinie fehlt, die rundliche bis ovale Area ist deutlich eingetieft.

Maße der Sagitten: Länge: 0,72–1,16 mm

Höhe: 0,76–0,88 mm

Länge/Höhe: 0,90–1,38

Variabilität. — Auf die hohe ontogenetische Variabilität wurde bereits bei der Beschreibung der Art hingewiesen. Auch die unterschiedliche Anlage des Zipfels (median oder ein wenig nach hinten verschoben) ist ontogenetisch bedingt, denn die etwas nach hinten verschobene Anlage, nach WEILER (1963: 28) ein für *P. meyeri* spezifisches Merkmal, kommt besonders bei kleinen (juvenilen) Sagitten vor.

Bemerkung. — Ein Vergleich der von WEILER (1942, 1963) beschriebenen und abgebildeten Otolithen von *Prolebias meyeri* (AGASSIZ 1839) und *Prolebias praecursor* WEILER 1929 zeigt, daß es sich bei *P. meyeri* um relativ kleine Sagitten (Länge ca. 0,7 mm) handelt, denen etwas größere *P. praecursor* (Länge ca. 0,9 mm) gegenüberstehen. Mit Hilfe des Materials aus Probe Nr. 114 war es möglich, eine ontogenetische Entwicklungsreihe aufzustellen. Dabei wurde die „Entwicklung“ von *P. meyeri* zu „*P. praecursor*“ deutlich, so daß die bereits von WEILER (1963: 28) geäußerte Vermutung, ob nicht beide Arten doch identisch sein könnten, bestätigt werden kann.

Hierfür spricht außerdem ein Vergleich der Skelette von *P. meyeri* und *P. praecursor*. Der von WEILER (1929) anhand eines Fischeskelettes aus dem Cyrenenmergel neu beschriebene *P. praecursor* läßt sich von *P. meyeri* nach WEILER (1929) durch seine etwas geringere Anzahl der Flossenstrahlen in der Dorsalis (9) und der Anals (11 od. 12) unterscheiden. In einer späteren Arbeit beschreibt WEILER (1963) erneut ein Skelett von *P. praecursor*, in dem die Dorsalis wieder 9, die Anals jedoch 16–17 Strahlen besitzt. Dieser Fisch stimmt mit den in derselben Arbeit beschriebenen *P. meyeri* so gut überein, daß WEILER (1963) selbst — wahrscheinlich aufgrund dieser Ergebnisse — die oben erwähnte Vermutung hinsichtlich der Übereinstimmung der beiden Arten äußerte.

In diesem Zusammenhang soll noch erwähnt werden, daß Arten der rezenten, wahrscheinlich mit *Prolebias* verwandten Gattung *Aphanius* zu einem ausgeprägten Dimorphismus neigen; die Weibchen werden größer, haben weniger entwickelte Flossen und andere Farben als die Männchen (WHITEHEAD et al. 1986). Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß die zuweilen unterschiedlichen Zahlen der Flossenstrahlen bei *P. meyeri* gleichfalls auf Dimorphismus beruhen.

Beziehung. — Nahe verwandt ist die Art mit *Prolebias boudryensis* n. sp., hinsichtlich der Unterschiede vergleiche dort.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt) bis Unter-Miozän (Aquitain).

Sonstige Vorkommen: Mainzer Becken, Oberrheingraben (Cerithien-, Corbicula- und Hydrobien-Schichten); Südwest-Frankreich (Aquitaine-Becken).

Prolebias sp. juv.

Taf. 2, Fig. 9, 12

Material: 15 Sagitten, 2 davon abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58068.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz.

Fundpunkt: Boudry/Viaduc (Nr. 114).

Fazies: Brackisch.

Bemerkung. — Kleine Sagitten (Länge um 0,5 mm), die aufgrund ihrer noch unvollständig entwickelten Merkmale keine nähere Bestimmung erlauben.

Stratigraphische Reichweite: Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).

Gattung *Palaeolebias* n. gen.

Typus-Art: *Palaeolebias semicircularis* n. sp.

Derivatio nominis: Abgeleitet aus (griech.) palaeo = alt und *Lebias* (früher häufig verwendetes, ungültiges Synonym für *Aphanius*); um die Verwandtschaft zu dem fossilen *Prolebias* SAUVAGE und auch zu dem rezenten *Aphanius* NORDO anzudeuten.

Diagnose. — Rundliche bis abgerundet dreieckige Sagitten mit glatten Rändern, gut entwickeltem Rostrum und geradem, nicht oder schwach gegliedertem Sulcus. Cauda sehr häufig mit pfeiler- und stäbchenförmigen Colliculi versehen. Die maximale Länge oder Höhe beträgt ca. 1,4 mm.

Beziehung. — Aus der Familie Cyprinodontidae sind etwa 40 rezente Gattungen bekannt, die überwiegend in Mittel- und Südamerika, Afrika und Asien verbreitet sind. Im mitteleuropäischen bzw. nordostatlantischen und mediterranen Raum leben nur 2 autochthone Gattungen, *Aphanius* (auch fossil nachgewiesen) und *Valencia*.

Außerdem ist die fossile Gattung *Prolebias* SAUVAGE sowohl durch Skelette wie auch durch Otolithen für das mitteleuropäische Gebiet nachgewiesen.

Von Sagitten der Gattung *Aphanius* lassen sich die Sagitten der neuen fossilen Gattung *Palaeolebias* durch die mehr abgerundete Form und die gerade Cauda unterscheiden. Gegen *Aphanius* spricht außerdem das Fehlen der dann zu erwartenden tricuspidaten Zähnnchen; unter den reichlich vorhandenen Zähnnchen aus den entsprechenden Proben sind jedoch nur Cypriniden-Schlundzähne und konische Zähnnchen zu finden.

Gegenüber Sagitten von *Valencia* lassen sich die Sagitten der neuen Gattung gleichfalls durch den rundlichen Umriß, die relativ höhere Form und die glatten Ränder unterscheiden.

Von Sagitten des fossilen *Prolebias* können *Palaeolebias*-Sagitten durch ihr kräftiges, zumeist weit vorragendes Rostrum und das Fehlen des dorsalen Zipfels unterschieden werden. Auch knickt die Cauda bei *Prolebias* fast immer ein wenig nach hinten/unten ab, was bei *Palaeolebias* nur ausnahmsweise zu beobachten ist. Nur bei *Palaeolebias weidmanni* n. sp. erinnert die Ausbildung des Dorsalrandes zuweilen ein wenig an den für *Prolebias* kennzeichnenden Zipfel. Möglicherweise ist dies ein Hinweis auf die bestehende verwandtschaftliche Beziehung, worauf außerdem die insgesamt rundliche Gestalt von *Palaeolebias*-Sagitten hinweisen könnte.

Bemerkung. — Einige außereuropäische Cyprinodontiden-Sagitten wurden mir freundlicherweise von Dr. W. Schwarzhans (Duisburg) zur Verfügung gestellt; es handelt sich dabei um Vertreter von *Nothobranchius*, *Dermogenys*, *Aphiosemon* und *Jordanella*. Arten von *Aphanius*, *Valencia* und *Fundulus* fand ich bei der Durchsicht der Otolithen-Sammlung des Senckenberg-Museums. Weitere Arten sind in verschiedenen Arbeiten abgebildet, so z. B. Vertreter von *Rivulus* und *Orestias* in FROST (1926) und *Lebistes* in NOLF (1985).

Insgesamt handelt es sich also nur um eine kleine Auswahl von Cyprinodontiden-Sagitten, die zum Vergleich zur Verfügung stand. Bei der Bearbeitung stellte sich dann heraus, daß jede der rezenten Gattungen eine sie kennzeichnende, besondere

Gestalt besitzt. Die jeweiligen Formen sind dabei weitaus differenzierter als der eher primitive Typus von *Palaeolebias*.

Da es sich bei den übrigen Gattungen wie bei den bereits untersuchten um Süßwasser-Fische aus weit entfernten Regionen (Süd-Amerika, China etc.) handelt, kann davon ausgegangen werden, daß größtenteils endemische, differenzierte Entwicklungen vorliegen. Vorbehaltlich einer späteren Revision nach Überprüfung aller Cyprinodontiden-Gattungen ist daher die Aufstellung der fossilen Gattung *Palaeolebias* gerechtfertigt.

Außer den hier neu beschriebenen Arten gehört *Palaeolebias symmetricus* (WEILER) nov. comb. zu der neuen fossilen Gattung.

Palaeolebias symmetricus (WEILER) nov. comb.

Abb. 4–5

v *1963 Otol. (Cyprinodontidarum) *symmetricus* n. sp. — WEILER, Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, S. 14, Abb. 23–26.

Bemerkung. — Von *Palaeolebias symmetricus* (WEILER) nov. comb. liegen bislang nur 4 Exemplare aus dem Cyrenenmergel (Ober-Oligozän) des Mainzer Beckens vor. Diese zeigen folgende für die Gattung *Palaeolebias* typische Merkmale: rundliche Form mit glatten Rändern; gerader, kaum gegliederter Sulcus; Cauda mit pfeiler- und netzförmigen Colliculi besetzt. Von den neuen *Palaeolebias*-Arten aus der Schweiz und Haute-Savoie läßt sich *P. symmetricus* in erster Linie durch das schwächer entwickelte, kaum hervortretende Rostrum unterscheiden.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (tiefstes Chatt, MP 24).



Abb. 4–5. *Palaeolebias symmetricus* (WEILER). Linke Sagitten.
4: Holotypus. SMFP 3332, vgl. WEILER (1963: Abb. 23).
5: Paratypus. SMFP 3333, vgl. WEILER (1963: Abb. 24).
Frankfurt/M., Osthafen, Cyrenenmergel (tieferes Chatt).
Vergrößerung ca. x 34.

Palaeolebias oviformis n. sp.

Taf. 4, Fig. 11–15

Holotypus: Linke Sagitta, Taf. 4, Fig. 11, SMNS Inv.-Nr. 58069/1.

Locus typicus: En Blessony (Nr. 87).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Molasse à charbon).

Derivatio nominis: von (lat.) oviformis = eiförmig; nach der Gestalt der Sagitten.

Paratypen: 5 Sagitten, 1 davon abgebildet auf Taf. 4, Fig. 13, SMNS Inv.-Nr. 58069/2–7.

Material: 27 Sagitten, darunter 3 weitere abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58069–58077.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz. 9 Sagitten wurden in der Formation der Molasse à charbon gefunden, 13 in der Formation der Calcaires et Dolomies, für die übrigen (aus Nr. 112 und Nr. 113) liegen keine genauen Angaben vor.

Fundpunkte: Cossonay (Nr. 61), Talent 18 (Nr. 67), La Morges (Nr. 70, 71), R. de St Amour (Nr. 78), En Blessoney (Nr. 87), Boudry (Nr. 112, 113), Paudex (Nr. 171).

Fazies: Die Fazies ist als limnisch einzustufen, nur für die 2 Exemplare der Probe 171 können brackische Einflüsse nicht ausgeschlossen werden.

Diagnose. – Verhältnismäßig hohe, rundlich-eiförmige Sagitten mit kräftigem, mäßig langem Rostrum und langer, gerader Cauda. L/H-Index maximal 1,0, zumeist etwas darunter.

Beschreibung. – Form rundlich-eiförmig, Innen- und Außenseite schwach konvex, auf der Außenseite ist bei manchen Stücken eine Anschwellung im hinteren Dorsalbereich zu erkennen. Der hoch gewölbte, glatte Dorsalrand geht mit guter Rundung in den steil abfallenden Hinterrand über, der in Höhe der Cauda oder etwas darunter zuweilen eingebuchtet ist. Der Übergang vom Hinterrand zum kräftig gewölbten Ventralrand ist gleichfalls gerundet. Bei den größeren Exemplaren ist der Ventralrand an seiner tiefsten Stelle gewellt, bei den kleineren Sagitten ist der Ventralrand dort entweder schwach gewellt oder glatt. Das kräftige Rostrum springt gegenüber dem kleinen, rundlichen oder stumpf zugespitzten Antirostrum hervor und endet mit stumpfer Spitze. Die flach oder deutlich eingeschnittene Excisura ist von U- oder V-förmiger Form. Der Sulcus ist suprmedian, selten auch median gelegen und – soweit erkennbar – in ein kleines, rundliches, gegenüber der Cauda ein wenig vertieftes Ostium und eine lange, gerade Cauda gegliedert, die kurz vor Erreichen des Hinterrandes mit rundem Ende abschließt. Bei gut erhaltenen Sagitten sind pfeilerförmige, senkrechte Stäbchen in der Cauda zu erkennen. Der Ostium-Unterrand ist gerade oder sehr schwach konkav, der Ostium-Oberrand gerade oder sehr schwach konvex oder ein wenig nach vorne/oben ansteigend. Eine hohe Crista superior ist kennzeichnend, die Crista inferior ist schwächer entwickelt. Das Ventralfeld ist glatt und sehr wenig gewölbt, die Ventrallinie ist entweder gut erkennbar oder sie fehlt; soweit vorhanden befindet sie sich ein Stück oberhalb des Ventralrandes. Die halbmondförmige Area ist gut begrenzt und deutlich eingetieft.

Maße des Holotypus: Länge: 1,26 mm

Höhe: 1,28 mm

Maße der Sagitten: Länge: 0,77–1,26 mm

Höhe: 0,84–1,28 mm

Länge/Höhe: 0,8–1,0, meistens 0,85–0,97.

Variabilität. – Während die Grundform ziemlich konstant zu sein scheint, kommen geringfügige Unterschiede hinsichtlich der Länge des Rostrums vor. Bei manchen Exemplaren ist die Cauda nicht gerade, sondern der Oberrand ist leicht konkav. Die Sagitten aus Probe Nr. 171 besitzen ein etwas schmaleres und länglicheres Ostium als die übrigen. Auf das Fehlen oder Vorhandensein der Ventrallinie wurde bereits hingewiesen.

Beziehung. – *Palaeolebias oviformis* n. sp. ist aufgrund seiner ähnlichen Form vermutlich verwandt mit *Palaeolebias semicircularis* n. sp. Er läßt sich von diesem durch das geringere L/H-Verhältnis und das kürzere Rostrum unterscheiden. Gegenüber *Palaeolebias symmetricus* (WEILER) ist die neue Art rundlicher und ihr Rostrum springt mehr hervor.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29).

Palaeolebias semicircularis n. sp.

Taf. 3, Fig. 7–12, ?Taf. 4, Fig. 18

Holotypus: Linke Sagitta, Taf. 4, Fig. 9, SMNS Inv.-Nr. 58078/1.

Locus typicus: La Morges (Nr. 70).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Calcaires et Dolomies).

Derivatio nominis: von (lat.) semicircularis = halbkreisförmig; nach der Form der Sagitten.

Paratypen: 14 Sagitten, 3 davon abgebildet auf Taf. 3, Fig. 7–8, 10. SMNS Inv.-Nr. 58078/2–15.

Material: 39 Sagitten, darunter 2 weitere abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58078–58090.

Fundsichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz. Die Sagitten kommen zum größten Teil (30 Ex.) aus der Formation Calcaires et Dolomies, untergeordnet (6 Ex.) auch aus der Formation Molasse à charbon. Für 1 Sagitta (aus Nr. 113) liegt keine genaue Angabe vor, 1 weitere wurde im obersten Teil der Formation Marnes bariolées gefunden.

Fundpunkte: Cossonay (Nr. 53, 59, 61, 62), Talent 18 (Nr. 67), Valeyres/Rances (Nr. 69), La Morges (Nr. 70), Le Macheret (Nr. 73), R. de St Amour (Nr. 78), Boudry/Glisement (Nr. 113), Crétoillet (Nr. 123), Creux de Corsy (Nr. 146).

Fazies: 32 Exemplare kommen aus limnischer Fazies, 6 weitere aus „vermutlich limnischer“ Fazies.

Diagnose. – Rundliche Sagitten mit glatten Rändern und einem sehr kräftigen, weit hervorspringenden und stumpf zugespitzten Rostrum. L/H-Index zwischen 1,0 und 1,1.

Beschreibung. – Form rundlich, Innen- und Außenseite sehr schwach konvex, Außenseite manchmal mit kleinen Höckern versehen. Der gewölbte Dorsalrand ist breit gerundet, ein flacher Medianknick ist manchmal angedeutet. Der Dorsalrand geht in den breit gerundeten oder etwas abgeplatteten Hinterrand über, der postventrale Umgang kann abgerundet oder als stumpfe Ecke ausgebildet sein. Der Ventralrand ist kräftig konvex gebogen und endet in einem breiten, massigen, nach vorne ragenden, stumpf zugespitzten Rostrum. Zwischen dem kleinen, rundlichen Antirostrum und dem Rostrum befindet sich eine kleine, wenig bis deutlich eingebuchtete, zumeist U-förmige Excisura. Der median bis supramedian gelegene Sulcus ist in ein schmales, gegenüber der Cauda vertieftes, U-förmiges Ostium und eine lange, gerade Cauda gegliedert. Ostium-Oberrand und Ostium-Unterrand sind in der Regel gerade. Die Cauda ist hinten offen oder sie schließt mit rundem Ende, sie ist stets mit 1–3 pfeilerförmigen, senkrechten Stäbchen bestückt. Gegenüber der gut entwickelten Crista superior ist die Crista inferior schwächer entwickelt oder sie fehlt. Das Ventralfeld ist im allgemeinen glatt und schwach gewölbt, selten befindet sich unterhalb der Crista inferior eine sichelförmige Eindellung. Eine Ventrallinie ist nicht ausgebildet, die ovale bis halbmondförmige Area ist gut begrenzt und deutlich eingetieft.

Maße des Holotypus: Länge: 1,24 mm

Höhe: 1,12 mm

Maße der Sagitten: Länge: 0,80–1,28 mm

Höhe: 0,76–1,28 mm

Länge/Höhe: 1,00–1,10

Variabilität. – Die Variabilität dieser merkmalsarmen, offensichtlich ziemlich primitiven Sagitten ist verhältnismäßig hoch. Innerhalb der rundlichen Grundform kommen sowohl etwas niedrigere wie auch etwas höhere Formen vor. Das in der Regel breite, massige und vorragende Rostrum ist zuweilen auch etwas schlanker oder/und kürzer. Schließlich bestehen innerhalb der Entwicklung des postventralen Umgangs Unterschiede, er kann breit abgerundet oder kantig ausgebildet sein. Bei einigen Exemplaren, die aus „vermutlich limnischer“ Fazies vorliegen, ist das

Ostium gegenüber dem „Normalfall“ etwas weiter geöffnet, der Ostium-Oberrand ist leicht aufgebogen und der Unterrand konkav geformt. Diese Variabilität könnte somit faziell bedingt sein.

Beziehung. — Die Ähnlichkeit der Sagitten von *P. semicircularis* n. sp. und *P. oviformis* n. sp. läßt auf eine nahe Beziehung der beiden Arten schließen. *P. semicircularis* besitzt jedoch ein kräftigeres Rostrum und eine breitere, gedrungenere Form als *P. oviformis*. Von *P. symmetricus* (WEILER) läßt sich *P. semicircularis* vor allem durch das weiter hervorspringende, kräftigere Rostrum unterscheiden.

Bemerkung. — Das auf Taf. 4, Fig. 18 dokumentierte Exemplar zeigt einen stark abgeplatteten, flachen Dorsalrand und unterscheidet sich dadurch von den übrigen Vertretern der Art. Diese Sagitta wird unter Vorbehalt zu *P. semicircularis* gestellt und als *Palaeolebias* cf. *semicircularis* bezeichnet.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29).

Palaeolebias? subtrigonus (STINTON & KISSLING) nov. comb.

Taf. 3, Fig. 13–16

*1968 *Cyprinodon subtrigonus* sp. nov. — STINTON & KISSLING, Quelques otolithes de la Molasse oligocène, S. 147, Taf. 1, Fig. 1.

Material: 85 Sagitten, 4 abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58091–58093.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz und Haute-Savoie. Alle Sagitten wurden in der Formation Grès et Marnes gris à gypse gefunden.

Fundpunkte: Grands Champs/Epautheyres (Nr. 48), Forens/Valserine (Nr. 49), Boudry/Viaduc (Nr. 114, 115), EPF-Lausanne (Nr. 126).

Fazies: Brackisch.

Beschreibung. — Meist von dreieckiger Form mit schwach konvexer Innen- und Außenseite. Dorsalrand kurz, stumpf zugespitzt oder abgerundet, manchmal mit Medianknick. Vom Dorsalrand fällt der glatte Hinterrand schräg und steil zum Ventralrand ab. Der postventrale Umgang kann als einfache, schwach abgerundete Kante oder als nach hinten ragender, stumpf zugespitzter Fortsatz ausgebildet sein. Der glatte oder leicht gewellte Ventralrand ist konvex, seltener auch gerade. Das breite, stumpfe Rostrum springt gegenüber dem rundlichen oder leicht zugespitzten Antirostrum nicht oder wenig hervor. Eine U-förmige Excisura ist stets vorhanden. Vom Antirostrum steigt der glatte Vorderrand schräg, manchmal auch steil, zum Dorsalrand empor. Der Sulcus ist median gelegen, er ist in ein kleines, enges, gegenüber der Cauda vertieftes Ostium und eine lange, schmale Cauda gegliedert. Die Cauda verläuft gerade oder ist am hinteren Ende nach unten gebogen, sie kann hinten geschlossen oder offen sein und endet stets verhältnismäßig nahe am Hinterrand. Am Übergang Ostium–Cauda ist bei einigen Stücken eine geringe Einschnürung zu erkennen. Der Ostium-Oberrand ist leicht konvex, der Unterrand gerade oder schwach konkav. Eine leistenförmig verdickte Crista superior und eine Crista inferior sind ausgebildet. Das Ventralfeld besitzt unterhalb der Crista inferior bei einigen Exemplaren eine ovale Eindellung, ansonsten ist es glatt und etwas gewölbt. Eine Ventrallinie ist nicht vorhanden. Die Area ist länglich-oval bis halbmondförmig und deutlich eingetieft.

Maße der Sagitten: Länge: 0,68–1,30 mm

Höhe: 0,72–1,35 mm

Länge/Höhe: 0,84–1,05; zumeist 0,90–1,0.

Variabilität. — Die Variabilität ist verhältnismäßig hoch, sie betrifft in erster Linie das Länge/Höhe-Verhältnis und die Ausbildung des postventralen Umgangs

(einfache Kante oder als Fortsatz nach hinten ausgezogen). Auch die Art der Wölbung von Dorsal- und Ventralrand schwankt beträchtlich. Außerdem ist eine ontogenetische Variabilität festzustellen, kleine bzw. juvenile Exemplare sind gegenüber den größeren zumeist relativ niedriger und breiter, außerdem ist ihr Dorsalrand flacher gewölbt.

Bemerkung. — Das Originalmaterial zur Arbeit von STINTON & KISSLING (1968) ist leider nicht auffindbar bzw. nicht — wie in jener Publikation angegeben — im Naturhistorischen Museum in Basel hinterlegt. Das vorliegende Material stimmt im wesentlichen mit dem von STINTON & KISSLING (1968) abgebildeten Exemplar überein, Abweichungen erklären sich aus der hohen Variabilität der Art. Der überwiegende Teil der vorliegenden Sagitten stammt aus der unmittelbaren Nähe der Typlokalität sowie aus einem vergleichbaren stratigraphischen Bereich; daher kann die Artansprache trotz des nicht durchführbaren Vergleichs mit dem Originalmaterial als gesichert gelten.

Beziehung. — *Palaeolebias? subtrigonus* (STINTON & KISSLING) nov. comb. läßt sich von den *Palaeolebias*-Arten durch die höhere und kantigere Gestalt und das breitere, jedoch kaum hervortretende Rostrum unterscheiden. Der nach hinten verlängerte postventrale Fortsatz kommt in dieser Ausbildung bei *Palaeolebias* nicht vor. Aus den genannten Gründen wird *P.? subtrigonus* vorerst unter Vorbehalt zur Gattung *Palaeolebias* gestellt.

Hinsichtlich der Form zeigt *P.? subtrigonus* Ähnlichkeit mit „genus Cyprinodontidarum“ *feistae* STEURBAUT 1980. Im Unterschied zu *P.? subtrigonus* und allgemein zu den *Palaeolebias*-Arten weist „genus Cyprinodontidarum“ *feistae* einen breiteren und in den Hinterrand mündenden Sulcus auf, so daß es sich bei jener Art um eine eigene Gattung handeln dürfte.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 30) bis Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).

Palaeolebias triangularis n. sp.

Taf. 4, Fig. 1–10

Holotypus: Rechte Sagitta, Taf. 4, Fig. 3, SMNS Inv.-Nr. 58098/1.

Locus typicus: Talent 20 (Nr. 31).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Grès et Marnes gris à gypse).

Derivatio nominis: von (lat.) *triangularis* = dreieckig; nach der Form der Sagitten.

Paratypen: 2 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58098/2 u. 3.

Material: 39 Sagitten, darunter 7 weitere abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58098 bis 58101.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz. Alle Sagitten stammen aus der Formation Grès et Marnes gris à gypse.

Fundpunkte: Talent 20 (Nr. 31), Talent 17 (Nr. 32), Grands Champs/Epautheyres (Nr. 47), Penthaz (Nr. 50).

Fazies: Für 2 Proben (Nr. 32, Nr. 47) ist anhand von Mollusken oder Ostracoden brackische Fazies nachgewiesen, für 2 weitere (Nr. 31, Nr. 50) konnte brackische Fazies aufgrund der Begleitfauna bislang nur vermutet werden. Die Fischfauna dieser Proben zeigt aber eindeutig brackische Fazies an, so daß es sich bei der vorliegenden Art um eine typische Brackwasser-Spezies handeln dürfte, zumal sie in limnischer Fazies bislang nicht angetroffen wurde.

Diagnose. — Mehr oder weniger dreieckige bis rundlich-dreieckige Sagitten mit vorne abgerundetem, breitem und zumeist relativ kurzem Rostrum.

Beschreibung. — Form dreieckig bis rundlich-dreieckig, Innenseite flach oder konvex; Außenseite konvex, im mittleren Ventralbereich manchmal leicht konkav, selten mit von den Rändern nach innen verlaufenden Runzeln versehen. Der kurze, hoch gewölbte Dorsalrand ist mit einem stumpfen, etwas vor der Mitte gelegenen

Medianknick versehen und mündet zumeist ohne erkennbaren Übergang in den schräg nach hinten/unten abfallenden, glatten oder kaum merklich gewellten Hinter- rand. Sehr selten ist etwa im Bereich des postdorsalen Umgangs eine schwache Auf- wölbung zu erkennen. Der postventrale Umgang ist entweder gleichmäßig gerundet oder mit einer kleinen, stumpfen Kante versehen. Der Ventralrand ist leicht bis kräftig gewölbt, häufig ist er – insbesondere im tiefsten Teil – etwas gewellt. Das ziemlich kurze Rostrum endet vorne mit gerundeter oder breit abgestutzter Spitze und ragt wenig bis deutlich gegenüber dem kleinen, abgerundeten oder stumpf zuge- spitzten Antirostrum hervor. Die tief eingeschnittene Excisura ist von V- oder U-för- miger Form. Der median gelegene Sulcus ist oft nur sehr undeutlich in ein kleines, rundliches, gegenüber der Cauda kaum vertieftes Ostium und in eine schmale, zumeist gerade, lange Cauda gegliedert. Die Cauda verjüngt sich nach hinten ein wenig und endet offen oder mit rundem Abschluß, manchmal knickt sie am Ende etwas nach unten ab. Bei gut erhaltenen Sagitten sind auf der Cauda pfeiler- und netzartige Skulpturen zu erkennen. Der Ostium-Oberrand steigt im allgemeinen leicht nach vorne/oben an, manchmal ist er auch konvex. Der Ostium-Unterrand ist gerade. Die Crista superior ist gut entwickelt, sie biegt am Übergang Cauda/Ostium zumeist ein wenig nach vorne/oben ab und endet dann im Antirostrum, seltener kurz davor. Die Crista inferior ist kaum schwächer ausgeprägt als die Crista superior. Das Ventralfeld zeigt unterhalb der Cauda häufig eine länglich-ovale, flache Eindellung, seltener eine leichte Aufwölbung. Eine Ventrallinie ist nicht vor- handen. Die länglich-ovale bis halbmondförmige Area ist gut umgrenzt und mäßig eingetieft.

Maße des Holotypus: Länge: 1,32 mm

Höhe: 1,28 mm

Maße der Sagitten: Länge: 0,84–1,32 mm

Höhe: 0,80–1,32 mm

Länge/Höhe: 0,95–1,09; zumeist 1,0–1,05.

Variabilität. – Einer geringen Variabilität unterliegen die Form des postven- tralen Umgangs (gut gerundet oder leicht kantig) und die Lage der Cauda. Letztere steigt bei einigen wenigen Exemplaren etwas nach hinten/oben an oder sie fällt geringfügig nach hinten/unten ab.

Ziemlich hohe Variabilität besteht hinsichtlich der Wölbung des Ventralrandes (fast gerade bis kräftig gebogen). Möglicherweise handelt es sich hier um eine Form von Dimorphismus, denn während die rechten Sagitten überwiegend einen geraden Ventralrand besitzen, weisen die linken Sagitten zumeist einen stark gebogenen Ven- tralrand auf. Jedoch gibt es auch (aber selten) rechte Sagitten mit gewölbttem Ventral- rand und linke Sagitten mit einem fast geraden Ventralrand. Auch die Länge des Rostrums scheint diesem Dimorphismus zu unterliegen, die linken Sagitten zeigen stets ein gegenüber dem Antirostrum deutlich hervorspringendes Rostrum, die rechten ein gegenüber dem Antirostrum kaum hervortretendes Rostrum.

Beziehung. – Bei flüchtiger Betrachtung besitzt die vorliegende Art, insbeson- dere die Sagitten mit geradem Ventralrand, Ähnlichkeit mit „genus Cyprinodonti- darum“ *angulosus* STEURBAUT 1978. Von dieser Art aus dem oberen Aquitan Frank- reichs läßt sich *Palaeolebias triangularis* n. sp. jedoch durch seinen spitzeren Dorsal- rand und seine gerade Cauda unterscheiden (vgl. STEURBAUT 1978: Taf. 1, Fig. 11–18). Der aus dem tieferen Chatt Rheinhessens beschriebene *Palaeolebias symmetricus* (WEILER) besitzt gegenüber der neuen Art einen rundlicheren, mehr symmetrischen Umriß, insbesondere einen breiter gewölbtten Dorsalrand und ein

schwächer entwickeltes Rostrum (vgl. Abb. 4–5). Eine verhältnismäßig nahe Verwandtschaft könnte aufgrund der ähnlichen Ausbildung des Sulcus und des Ventralfeldes mit der limnischen Art *Palaeolebias weidmanni* n. sp. bestehen, durch die Form sind beide Arten aber hinreichend voneinander getrennt.

Schließlich sei noch eine bei *Palaeolebias triangularis* beobachtete Besonderheit erwähnt; die netzartig miteinander verknüpften, pfeilerförmigen Skulpturen auf der Cauda. Während die pfeilerförmigen Erhebungen auch bei *P. semicircularis*, *P. weidmanni* und *P. oviformis* ausgebildet sind, zeigt innerhalb des vorliegenden Materials nur *P. triangularis* dieses zusätzliche, netzartige Muster.

Bemerkung. — Die Brackwasser-Art *Palaeolebias triangularis* besiedelte innerhalb des Verbreitungsgebietes von *P.?* *subtrigonus* (STINTON & KISSLING) ein eng umgrenztes Gebiet. Dabei fällt auf, daß sie nicht gemeinsam mit *P.?* *subtrigonus* gefunden wurde, obwohl beide Arten aus gleichartiger Fazies bekannt sind, nämlich aus der Formation Grès et Marnes gris à gypse bzw. allgemein aus brackischer Fazies. Es ist daher anzunehmen, daß noch andere ökologische Faktoren (Wassertiefe?, Wassertemperatur?, Nahrungsangebot?, Beschaffenheit des Untergrundes? usw.) für die Anwesenheit der einen oder eben der anderen Art ausschlaggebend sein mußten.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 30).

Palaeolebias weidmanni n. sp.

Taf. 3, Fig. 1–6, ?Taf. 4, Fig. 16–17

Holotypus: Linke Sagitta, Taf. 3, Fig. 1, SMNS Inv.-Nr. 58102/1.

Locus typicus: R. de Grattavache (Nr. 79).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Molasse à charbon).

Derivatio nominis: Ich widme die Art Herrn Dr. Marc Weidmann (Jongny/Schweiz), dem ich die Möglichkeit zur Bearbeitung des in vorliegender Arbeit dokumentierten Otolithen-Materials verdanke.

Paratypen: 19 Sagitten, 3 davon abgebildet auf Taf. 3, Fig. 2–4, SMNS Inv.-Nr. 58102/2–20.

Material: 77 Sagitten, darunter 4 weitere abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58102–58119.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz und Haute-Savoie. 32 Sagitten stammen aus der Formation Molasse à charbon, 18 aus der Formation Calcaires et Dolomies, 8 aus der Formation Grès et Marnes gris à gypse, 3 Exemplare aus der Formation du Gèrignoz sowie 6 aus der Formation Marnes bariolées. Die 9 Sagitten aus Probe Nr. 112 kommen möglicherweise auch aus der Formation Calcaires et Dolomies, für 1 Sagitta (Nr. 156) liegt keine Angabe vor.

Fundpunkte: L'Aréna (Nr. 37), La Morges (Nr. 43, 70, 163, 164), Cossonay (Nr. 52, 61), Talent 18 (Nr. 67), Valeyres/Rances (Nr. 69, 168), R. de Grattavache (Nr. 79), R. du Gèrignoz (Nr. 81), Haut-Crêt (Nr. 83), Boudry/Glisement (Nr. 112), Crétoillet (Nr. 123), Findreuse 16 (Nr. 156), Rochette (Nr. 166).

Fazies: Die meisten Sagitten wurden in limnischer Fazies gefunden, 12 Exemplare stammen aus „vermutlich limnischer“ Fazies.

Diagnose. — Verhältnismäßig hohe, rundlich-dreieckige Sagitten mit beulenartig verstärktem postdorsalen Umgang und nach hinten ausgespitztem postventralen Umgang.

Beschreibung. — Form rundlich-dreieckig, Innen- und Außenseite schwach konvex, auf der Außenseite befinden sich manchmal einige radial verlaufende Runzeln. Der kurze, hohe Dorsalrand ist gewölbt und mit einem Medianknick versehen. Der postdorsale Umgang ist beulenartig verstärkt, darunter ist der Hinterrand flach oder U-förmig eingebuchtet und mündet dann in den nach hinten ein wenig ausge-

spitzten, manchmal auch zipfelartig verlängerten, postventralen Umgang. Der Ventralrand ist stark gewölbt und glatt oder leicht gewellt. Er endet in einem breiten, massigen, vorne sich nur wenig verjüngenden Rostrum, das gegenüber dem abgerundeten Antirostrum hervorragt. Die tief eingeschnittene Excisura besitzt U-, seltener V-förmige Gestalt. Der Sulcus ist median, selten auch ein wenig supra- oder submedian gelegen. Er ist in ein kleines, gegenüber der Cauda etwas breiteres und tieferes, oval- bis U-förmiges Ostium und eine schmale, ziemlich gerade, mäßig eingetieft Cauda unterteilt. Die verhältnismäßig kurze Cauda ist hinten offen oder sie besitzt ein rundes Ende, häufig ist sie mit pfeilerförmigen, senkrechten Stäbchen versehen. Der Ostium-Oberrand steigt etwas nach vorne/oben an, bei einigen Sagitten ist er auch gerade oder schwach konvex. Der Ostium-Unterrand ist gerade oder sehr schwach konkav. Die Crista superior ist stets kräftig entwickelt, am Übergang Cauda-Ostium biegt sie nach vorne/oben ab und endet dann kurz vor Erreichen des Antirostrums. Die Crista inferior ist etwas schwächer entwickelt, bei einigen Exemplaren fehlt sie auch. Das Ventralfeld zeigt unterhalb der Cauda eine länglich-ovale, flache Eindellung oder eine leichte Aufwölbung. Eine Ventrallinie fehlt, die halbmondförmige Area ist gut umgrenzt und deutlich eingetieft.

Maße des Holotypus: Länge: 1,32 mm
Höhe: 1,28 mm
Maße der Sagitten: Länge: 0,80–1,32 mm
Höhe: 0,80–1,28 mm
Länge/Höhe: 0,90–1,10.

Variabilität. — Unterschiede bestehen in der Form (eher dreieckig, rundlich-dreieckig, eher rundlich), in der Ausprägung des postventralen Umgangs (leicht nach hinten gewölbt bis breit zipfelförmig nach hinten verlängert) und in der Form des Dorsalrandes (flach gewölbt bis ziemlich spitz).

Beziehung. — Durch seine charakteristische Form, vor allem die spezielle Ausbildung des Hinterrandes, läßt sich *Palaeolebias weidmanni* n. sp. von den übrigen Arten dieser Gattung unterscheiden. Am nächsten verwandt ist wahrscheinlich *P. semicircularis*, denn die Entwicklung und Ausprägung des Ventralrandes und des Rostrums sind bei beiden Arten ähnlich.

Bemerkung. — Es handelt sich bei *P. weidmanni* n. sp. vermutlich um eine ausschließlich an limnische Fazies angepaßte Art.

Die auf Taf. 4, Fig. 16–17 abgebildeten Sagitten unterscheiden sich von den charakteristischen Vertretern der Art durch den stumpferen Dorsalrand und die insgesamt gedrungenere Form. Bei dem auf Taf. 4, Fig. 17 dargestellten Exemplar ist außerdem der Sulcus etwas nach oben verschoben. Aufgrund der genannten Unterschiede werden diese Sagitten unter Vorbehalt zu *P. weidmanni* gestellt und als *Palaeolebias* cf. *weidmanni* bezeichnet.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29, MP 30).

Familie Atherinidae RISSO 1826

Gattung *Atherina* LINNAEUS 1758

Atherina bergeri n. sp.

Taf. 5, Fig. 1–3

Holotypus: Rechte Sagitta, Taf. 5, Fig. 1, SMNS Inv.-Nr. 58119/1.

Locus typicus: La Morges (Nr. 70).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Calcaires et Dolomies).

Derivatio nominis: Herrn Dr. J.-P. Berger (Fribourg/Schweiz) gewidmet, dem ich die Möglichkeit zur Bearbeitung eines Teils des in vorliegender Arbeit dokumentierten Otolithen-Materials verdanke.

Paratypen: 4 Sagitten, 2 davon abgebildet auf Taf. 5, Fig. 2–3, SMNS Inv.-Nr. 58119/2–5.

Material: 8 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58119–58122.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz. 6 Sagitten stammen aus der Formation Calcaires et Dolomies, 1 Exemplar aus der Formation du Gèrignoz und 1 weiteres aus der Formation Grès et Marnes gris à gypse.

Fundpunkte: La Morges (Nr. 70, 71, 161), R. du Gèrignoz (Nr. 81).

Fazies: Limnisch.

Diagnose. – Gleichmäßig geformte, rundlich-ovale Sagitten mit kurzem, kräftigem Rostrum und großem Ostium. Keine Ventrallinie.

Beschreibung. – Umriss rundlich-oval, Innenseite konvex, Außenseite konkav. Der gleichmäßig gewölbte Dorsalrand ist fein gewellt, ein Medianknick ist vorhanden. Der Übergang zum Hinterrand ist gerundet, der Hinterrand weist in Höhe der Cauda eine Einbuchtung auf oder er ist gewellt. Der gewölbte Ventralrand ist glatt oder sehr fein gekerbt, er mündet mit einem gleichmäßigen Bogen im Rostrum. Dieses springt deutlich hervor, ist aber insgesamt relativ kurz und breit und mit stumpfer Spitze versehen. Das Antirostrum tritt nur schwach hervor; eine Excisura ist angedeutet. Der median gelegene Sulcus ist in eine gerade, häufig in einer postcaudalen Bucht endende Cauda und ein kurzes, breites, gegenüber der Cauda vertieftes Ostium gegliedert. Am Übergang zum Ostium ist die Cauda leicht eingeschnürt. Der ostiale Unterrand ist mit einem Knick von der Cauda abgesetzt und konkav gebogen. Der Ostium-Oberrand steigt schräg nach vorne/oben zum Antirostrum an, in einem Fall ist er konvex (vgl. Taf. 5, Fig. 3). Crista superior und Crista inferior sind vorhanden und etwa in gleicher Stärke entwickelt. Die längliche bis halbmondförmige Area ist deutlich eingetieft. Das Ventralfeld ist gewölbt, eine Ventrallinie ist nicht ausgebildet.

Maße des Holotypus: Länge: 1,08 mm

Höhe: 0,88 mm

Maße der Sagitten: Länge: 0,92–1,12 mm

Höhe: 0,72–0,88 mm

Länge/Höhe: 1,23–1,35

Variabilität. – Die Form des Hinterrandes kann variieren (glatt und mit postcaudaler Bucht oder gewellt und leicht gebogen). Auf die abweichende Ausbildung des Ostium-Oberrandes bei dem auf Taf. 5, Fig. 3 abgebildeten Exemplar wurde bereits hingewiesen.

Beziehung: *Atherina bergeri* n. sp. läßt sich durch ihre gleichmäßige, rundlich-ovale Form, das große Ostium und das schwach entwickelte Antirostrum von der fast gleichaltrigen *Atherina dentifera* (STINTON & KISSLING) unterscheiden. *Atherinidarus rotundus* (WEILER) aus dem Mainzer Becken, von WEILER (1963) als *Dapalis rotundus* beschrieben, kann von der neuen Art aufgrund der Form, durch das kürzere Rostrum und das größere Ostium abgetrennt werden.

Die Zuordnung zur Gattung *Atherina* erfolgt aufgrund der verhältnismäßig guten Übereinstimmung – insbesondere hinsichtlich der Form und Ausbildung von Cauda und Ostium – mit Sagitten rezenter Atherinen.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 29, MP 30).

Atherina dentifera (STINTON & KISSLING) nov. comb.

Taf. 5, Fig. 4–9

*1968 *Cyprinodon dentifer* sp. nov. — STINTON & KISSLING, Quelques otolithes de la Molasse oligocène, S. 147–148, Taf. 1, Fig. 2.

1978 „genus Cyprinodontoideorum“ *obesus* n. sp. — STEURBAUT, Otolithes de formations continentales du Midi de la France, S. 183–184, Taf. 1, Fig. 21–22.

Material: 16 Sagitten, davon 3 abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58123–58125.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz. Alle Sagitten wurden in der Formation Grès et Marnes gris à gypse gefunden.

Fundpunkte: Talent 17 (Nr. 32), Penthaz (Nr. 50), Boudry/Viaduc (Nr. 114).

Fazies: Brackisch.

Beschreibung. — Sagitten von gestreckter bis länglich-ovaler Gestalt. Innenseite sehr schwach konvex, Außenseite konkav. Der gewölbte Dorsalrand erreicht seine größte Höhe im hinteren Teil der Sagitta, bei einigen Exemplaren ist auch ein nach hinten verschobener Medianknick ausgeprägt. Der glatte oder in Höhe der Cauda leicht eingebuchtete Hinterrand fällt von der abgerundeten postdorsalen Ecke steil und gerade oder nach hinten/unten ab. Der mäßig gewölbte Ventralrand endet in einem hervorspringenden und stumpf zugespitzten Rostrum. Das Antirostrum ist zumeist sehr kräftig entwickelt und mit stumpfer Spitze versehen. Die Excisura kann klein, fehlend oder tief eingeschnitten sein. Der median bis supramedian liegende Sulcus ist in eine gerade, schmale Cauda und ein kleines, gegenüber der Cauda vertieftes Ostium gegliedert. Die Cauda ist hinten offen, eine Einschnürung am Übergang zum Ostium ist nur bei einigen Sagitten zu erkennen. Der Ostium-Unterrand bildet einen flachen, konkaven Bogen; der Ostium-Oberrand ist kurz und verläuft in gerader oder konvexer Linie zum Antirostrum. Die Crista superior ist wie die Crista inferior als kräftige Leiste ausgebildet. Die deutlich eingetiefte Area besitzt eine länglich-ovale Form. Das Ventralfeld ist mäßig gewölbt, die Ventrallinie kann eingetieft sein oder vollständig fehlen.

Maße der Sagitten: Länge: 0,77–1,12 mm

Höhe: 0,59–0,84 mm

Länge/Höhe: 1,25–1,50; zumeist 1,30–1,35.

Variabilität. — Sowohl der Dorsalrand wie auch der Hinterrand können ziemlich unterschiedlich geformt sein. Variabel ist auch die Gestalt des Rostrums, des Antirostrums und der Excisura (vgl. z. B. Taf. 5, Fig. 7 gegen Fig. 9).

Bemerkung. — Das Originalmaterial zur Arbeit von STINTON & KISSLING (1968) ist, wie bereits unter Bemerkung zu *Palaeolebias? subtrigonus* erwähnt, leider nicht auffindbar bzw. nicht — wie in jener Publikation angegeben — im Naturhistorischen Museum in Basel hinterlegt. Bei dem von STINTON & KISSLING (1968) abgebildeten Exemplar handelt es sich um eine Sagitta mit unvollständig erhaltenem Vorderende, so daß gerade das charakteristische Rostrum nur andeutungsweise erkennbar ist. Insgesamt stimmt die von STINTON & KISSLING gegebene Abbildung verhältnismäßig gut mit den vorliegenden Sagitten überein, vor allem die nach hinten verschobene, hohe Wölbung des Dorsalrandes scheint ein spezifisches Merkmal zu sein. Da zwei der zur Verfügung stehenden Sagitten von *Atherina dentifera* aus der unmittelbaren Nähe der Typlokalität sowie aus einem vergleichbaren stratigraphischen Niveau stammen, kann die Artansprache trotz des nicht durchführbaren Vergleichs mit dem Originalmaterial als weitgehend gesichert gelten.

Beziehung. — Die beiden von STEURBAUT (1978) als „genus Cyprinodontoideorum“ *obesus* n. sp. abgebildeten Sagitten stimmen in Form und Größe sehr gut

mit den Sagitten von *Atherina dentifera* überein. Die aus dem Aquitan von Südwest-Frankreich beschriebene Art „*obesus*“ muß daher mit *Atherina dentifera* synonymisiert werden.

A. dentifera ist aufgrund der gleichen Größe und des ähnlichen Sulcus vermutlich nahe verwandt mit *Atherina bergeri*, von dieser aber insbesondere durch die Ausbildung des Dorsalrandes, des Rostrums und des Ostiums gut zu unterscheiden. Die Zuordnung zur Gattung *Atherina* wurde aufgrund der guten Übereinstimmung – insbesondere hinsichtlich der Form und Ausbildung von Cauda und Ostium – mit Sagitten rezenter Atherinen vorgenommen.

Während *A. bergeri* nur in limnischer Fazies anzutreffen ist, kommt *A. dentifera* in brackischer Fazies vor. Bei *A. bergeri* wurde eine geringe Variabilität beobachtet, dagegen zeigen die Sagitten von *A. dentifera* eine hohe Variabilität. Möglicherweise steht diese Variabilität von *A. dentifera* in Zusammenhang mit der brackischen Fazies. Zumindest sind solche Zusammenhänge auch bei Arten anderer Gattungen zu beobachten, z. B. bei *Dapalis formosus* (H. v. MEYER) aus der untermiozänen Brackwassermolasse Süddeutschlands oder bei *Gobius francofurtanus* KOKEN aus den brackischen Hydrobien-Schichten des Mainzer Beckens.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 30) bis Unter-Miozän (Aquitan).

Sonstige Vorkommen: Südwest-Frankreich (Aquitaine-Becken).

Atheriniden unsicherer systematischer Stellung

Atherinidarum priscus n. sp.

Taf. 5, Fig. 13

Holotypus: Linke Sagitta, Taf. 5, Fig. 13, SMNS Inv.-Nr. 58126.

Locus typicus: R. de Ruz (Nr. 102).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Untere Cyrenen Schichten).

Derivatio nominis: von (lat.) *priscus* = alt, altertümlich; in Anbetracht des verhältnismäßig hohen stratigraphischen Alters.

Material: 1 Sagitta.

Fazies: Limnisch.

Diagnose. – Länglich-ovale Sagitta mit breitem, kräftigem Rostrum und supramedian gelegenen Sulcus.

Beschreibung. – Umriß länglich-oval, Innenseite stark konvex, Außenseite konkav und im hinteren Bereich verdickt. Der schwach gewellte Dorsalrand verläuft in flach gewölbter Linie und biegt am postdorsalen Umgang ziemlich steil zum Hinterrand ab. Dieser ist gleichfalls gerundet, in der unteren Hälfte ist er ein wenig nach hinten ausgespitzt; dann geht er ohne Ausbildung einer postventralen Ecke in den mäßig gewölbten Ventralrand über. Nur im Bereich des Rostrums ist der Ventralrand etwas gelappt, ansonsten ist er glatt. Das breite, kräftige Rostrum ragt gegenüber dem kleinen, abgerundeten Antirostrum hervor. Eine flach U-förmige Excisura ist vorhanden. Der wenig gegliederte, flache, supramedian gelegene Sulcus ist in ein kurzes, breites Ostium und eine lange, nicht ganz gerade verlaufende Cauda mit offenem Ende unterteilt. Der Ostium-Unterrand ist mit einem sehr flachen Winkel von der Cauda abgesetzt und konkav. Er endet ein wenig vor der Rostrumspitze. Der Ostium-Oberrand ist kurz und nach vorne/oben gebogen. Die gut entwickelte Crista superior ist kürzer als die schwächer ausgeprägte Crista inferior. Die Area ist schmal und langgestreckt und deutlich eingetieft. Das sehr kräftig gewölbte Ventral-

feld ist von einer Ventrallinie begrenzt, die im hinteren Teil der Sagitta fast bis zum Dorsalrand reicht.

Maße des Holotypus: Länge: 1,40 mm

Höhe: 0,92 mm

Länge/Höhe: 1,52

Beziehung. — Die Art läßt sich durch die gestreckte Gestalt, den gleichmäßig ovalen Umriss, die stark konvex gebogene Innenseite und den kaum gegliederten Sulcus von *Atherina bergeri* und *Atherina dentifera* unterscheiden. Besonders durch die beiden zuletzt genannten Merkmale besitzt *Atherinidarum priscus* auch keinerlei Ähnlichkeit mit rezenten *Atherina*-Arten.

Bemerkung. — Die systematische Stellung dieser Sagitta konnte nicht genau geklärt werden. Die Form der Sagitta läßt auf die mögliche Zugehörigkeit zur Familie Atherinidae schließen.

Trotz des Vorliegens von nur einem Exemplar erscheint die Aufstellung einer neuen Art sinnvoll, da das Exemplar sehr charakteristisch ausgebildet ist. Anzu-merken ist, daß fossile Atheriniden allgemein sehr selten sind und aus den Unteren Cyrenen-Schichten, in denen nun *A. priscus* gefunden wurde, bislang keine Atheri-niden bekannt waren.

Stratigraphische Reichweite: Mittel-Oligozän (Rupel).

Atherinidarum rotundus (WEILER) nov. comb.

v *1963 *Smerdis rotundus* n. sp. — WEILER, Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, S. 32–33, Abb. 122–127.

v 1978 *Dapalis rotundus* (WEILER 1963). — MALZ, Aquitane Otolithen-Horizonte im Untergrund von Frankfurt am Main, S. 462–464, Taf. 1, Fig. 1–3.

Bemerkung. — *Atherinidarum rotundus* (WEILER) ist bislang nur aus den Oberen Hydrobien-Schichten (Unter-Miozän) des Mainzer Beckens bekannt. Die Zuordnung zu den Atheriniden wurde aufgrund der typischen Ausbildung des Sulcus vorgenommen. Die Art zeigt jedoch keine Ähnlichkeit mit rezenten Gat-tungen der Familie, so daß die generische Zuordnung noch offen bleiben muß.

Von *Atherina bergeri* n. sp. und *Atherina dentifera* (STINTON & KISSLING) läßt sich *Atherinidarum rotundus* durch die höhere Form und das weit vorspringende Rostrum gut unterscheiden.

Stratigraphische Reichweite: Unter-Miozän.

Ordnung Channiformes GREENWOOD et al. 1966

Familie Channidae (BERG 1940)

Gattung *Channa* BLOCH 1973

Channa elliptica (SALIS) NOLF 1985

Abb. 6

v *1967 *Otol. (Cyprinodontidarum?) ellipticus* n. sp. — SALIS, Geologische und sedi-mentologische Untersuchungen, S. 44, Fig. 12: 8–15.

v 1983 *Morone moravica* WEILER. — MARTINI, Fischfauna von Langenau, Taf. 2, Fig. 1–2.

1985 *Channa elliptica* (SALIS). — NOLF, Otolithi piscium, S. 75.

v 1988 *Channa rzebacki* (BRZOBHATÝ). — REICHENBACHER, Fischfauna der Kirch-berger Schichten, S. 15–16, Taf. 1, Fig. 18–19.

- 1989 *Eurotilapia elliptica* (SALIS). — GAEMERS, The first cichlids from Europe: the new, fossil genus *Eurotilapia*, S. 110, Taf. 1, Fig. H-K.
 v 1989 *Eurotilapia rzehaki* (BRZOBOHATÝ) [pro parte]. — GAEMERS, The first cichlids from Europe: the new, fossil genus *Eurotilapia*, S. 110, Taf. 1, Fig. C-D [non Taf. 1, Fig. A-B, E-F].

Material: 2 Sagitten und mehrere Bruchstücke, SMNS Inv.-Nr. 58127–58128.

Fundschicht: Obere Süßwassermolasse des Schweizer Jura.

Fundpunkt: Le Locle (Nr. 2, 5).

Fazies: Limnisch.

Beschreibung. — Umriß länglich-elliptisch. Innenseite konvex, Außenseite konkav. Der fein gekerbte Dorsalrand steigt von beiden Seiten steil zum zumeist vor der Mitte gelegenen Medianknick an. Der kurze Hinterrand ist stumpf zugespitzt. Der leicht gewellte Ventralrand ist mäßig gewölbt und mündet in das stumpf zugespitzte Rostrum, das gegenüber dem kleinen Antirostrum ein Stück hervorragt. Eine Excisura ist nur bei einem Exemplar vorhanden. Der median gelegene Sulcus ist in ein großes, gegenüber der Cauda vertieftes Ostium und eine schlanke Cauda gegliedert. Die Cauda steigt vom Ostium zunächst ein wenig nach hinten an, biegt dann nach hinten/unten ab und endet rund. Crista superior und Crista inferior sind als schmale Leisten entwickelt. Die elliptische Area ist sehr flach und unscharf begrenzt, eine am Cauda-Ende abschließende Ventrallinie ist vorhanden.

Maße der Sagitten: Länge: 3,5 mm; 4,7 mm

Höhe: 1,8 mm; 2,7 mm

Länge/Höhe: 1,9; 1,7

Bemerkung. — Die durch SALIS (1967) erstmals beschriebene Art (dort als „*Otol. (Cyprinodontidarum?) ellipticus*“) gehört systematisch zur Gattung *Channa* (vgl. NOLF 1985). Die Übereinstimmung der genotypischen Merkmale (Umriß, Größe; Lage und Ausbildung des Sulcus) dieser fossilen Otolithen mit Otolithen der rezenten *Channa pleurophthalma* (BLEEKER) ist fast perfekt. Kleine Abweichungen, wie z. B. das stärker verjüngte Hinterende der fossilen Art, rechtfertigen die Trennung der fossilen Spezies von der rezenten Art; sie können jedoch nicht Anlaß zur Aufstellung einer fossilen Gattung (*Eurotilapia* GAEMERS 1989) geben. Anzumerken ist, daß GAEMERS (schriftl. Mitt. 1990) mittlerweile die in seiner Arbeit (1989) vorge-

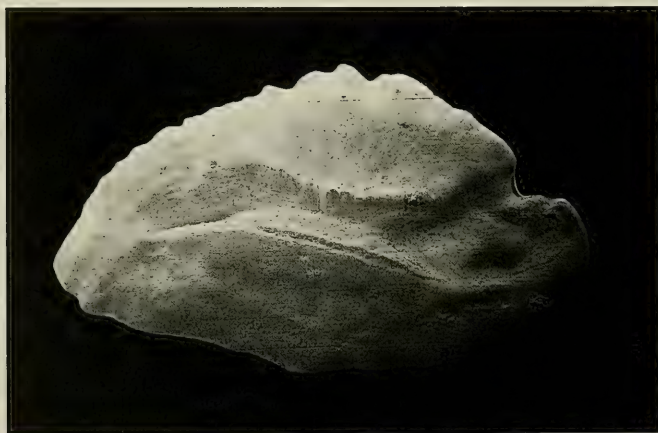


Abb. 6. *Channa elliptica* (SALIS). Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58127.
 Fundpunkt 2, Ober-Miozän (MN 8). Vergrößerung ca. x 10.

nommene systematische Einordnung von „*Eurotilapia*“ in die Familie Cichlidae als unzutreffend erkannt hat und sie nun gleichfalls in die Familie Channidae stellt.

Beziehung. — *Channa elliptica* (SALIS) ist nahe verwandt mit *Channa rzebacki* (BRZOBOHATÝ). Die beiden vorliegenden großen Exemplare von *Ch. rzebacki* (Länge > 6 mm; vgl. WEILER 1966: Fig. 45; BRZOBOHATÝ 1969: Taf. 2, Fig. 1) lassen sich durch ihre weniger schlanke Form, die Wölbung des Dorsalrandes und das rundlichere, anders geformte Ostium gut von *Channa elliptica* unterscheiden. Die kleineren Sagitten (Länge < 5 mm; vgl. BRZOBOHATÝ 1969: Taf. 2, Fig. 2–4) unterscheiden sich dagegen nur durch das etwas breitere und rundlichere Ostium von *Ch. elliptica*.

Stratigraphische Reichweite: Höheres Unter-Miozän (Ottang, MN 4b) – Ober-Miozän (Sarmat, MN 8).

Sonstige Vorkommen: Süddeutschland (Kirchberger Schichten, Obere Süßwassermolasse), Zentral-Schweiz (Napf-Schichten).

Ordnung Perciformes BLEEKER 1859
Familie Channidae NORMAN 1955

Gattung *Dapalis* GISTEL 1848

Dapalis angustus n. sp.

Taf. 6, Fig. 15

Holotypus: Linke Sagitta, Taf. 6, Fig. 15, SMNS Inv.-Nr. 58129/1.

Locus typicus: Lovagny (Nr. 159).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Marnes bariolées).

Derivatio nominis: von (lat.) *angustus* = schmal, nach der Gestalt des Ostiums.

Material: 3 Sagitten und eine vordere Hälfte eines sehr großen Exemplars, das die typischen Merkmale dieser Art erkennen läßt, SMNS Inv.-Nr. 58129–58131.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz und Haute-Savoie. 2 Sagitten wurden in den Unteren Cyrenen-Schichten, die anderen in der Formation Marnes bariolées gefunden.

Fundpunkte: R. de Ruz (Nr. 102, 103), Lovagny (Nr. 159).

Fazies: Limnisch.

Diagnose. — Verhältnismäßig schlanke, elliptisch geformte Sagitten mit sehr schmalem Ostium und fein gewellten Rändern.

Beschreibung. — Umriß elliptisch-länglich, Innen- und Außenseite flach, Ränder leicht gewellt. Dorsalrand flach gewölbt mit etwas nach vorne verschobenem Medianknick. Hinterrand kurz und abgerundet, postventraler Umgang leicht abgelenkt. Der mäßig gewölbte Ventralrand endet im ziemlich kurzen, stumpf zugespitzten Rostrum, das aber gegenüber dem kleinen, gleichfalls stumpf zugespitzten Antirostrum deutlich hervortritt. Die U-förmige Excisura ist schwach oder deutlich eingeschnitten. Der Sulcus ist in ein schmales, gegenüber der Cauda vertieftes Ostium und eine gerade, relativ lange, hinten geschlossene Cauda gegliedert. Der Ostium-Unterrand ist schwach konkav und mit stumpfem Winkel von der Cauda abgesetzt. Der kürzere Ostium-Oberrand steigt bei den größeren Sagitten von der Cauda fast in gerader Linie nach vorne/oben an, bei dem kleinen Exemplar ist er konvex. Crista superior und Crista inferior sind vorhanden, nur beim Holotypus ist die C. superior gegenüber der C. inferior kräftiger entwickelt. Die längliche Area ist flach eingetieft, eine Ventrallinie ist nur bei den 2 größeren Sagitten zu erkennen.

Maße des Holotypus:	Länge: 2,60 mm
	Höhe: 1,88 mm
	Länge/Höhe: 1,38
Maße der Sagitten:	Länge: 1,86 mm; 3,00 mm
	Höhe: 1,28 mm; 2,00 mm
	Länge/Höhe: 1,45; 1,50

Variabilität. — Aussagen zur Variabilität sind bei der geringen Anzahl von Sagitten nur bedingt möglich. Es scheint aber eine ontogenetische Variabilität vorzuliegen, so besitzt ein kleines (juveniles) Exemplar im Unterschied zu den großen Stücken einen konvexen Ostium-Oberrand, keine Ventrallinie und etwas kräftiger gewellte Ränder.

Beziehung. — Die Art weist durch ihren sehr flach gewölbten Dorsalrand und das schmale Ostium keine Ähnlichkeit mit den bereits bekannten fossilen *Dapalis*-Arten auf. Am nächsten dürfte ihr der unteroligozäne *Dapalis borkensis* WEILER 1961 stehen, dieser läßt sich jedoch durch größere Dicke, den mehr gewölbten Dorsalrand und das breitere Ostium von *D. angustus* unterscheiden. Aus dem Ober-Oligozän und Unter-Miozän des Mainzer Beckens ist *Dapalis rhenanus* (KOKEN) bekannt, dieser läßt sich vor allem durch seine rundlichere Form und sein viel tiefer ausgeschnittenes Ostium gut von *D. angustus* trennen. Die gleichen Merkmale unterscheiden auch die untermiozänen *Dapalis formosus* (H. v. MEYER), *D. curvirostris* (RZEHA) und *D. crassirostris* (RZEHA) von der neuen Art. Die Unterschiede zu den oberoligozänen *Dapalis rhomboidalis* STINTON & KISSLING 1968 und *D. carinatus* STINTON & KISSLING 1968 betreffen vor allem die Form und die Breite des Ostiums (vgl. Taf. 6). *Dapalis sieblosensis* (WINKLER) gehört nach GAUDANT (1985) zu *Dapaloides* und besitzt eine schlankere Form und ein längeres, spitzeres Rostrum.

Stratigraphische Reichweite: Mittel-Oligozän (Rupel, MP 22).

Dapalis carinatus STINTON & KISSLING 1968

Taf. 6, Fig. 7–12, 16

*1968 *Dapalis carinatus* sp. nov. — STINTON & KISSLING, Quelques otolithes de la Molasse oligocène, S. 148–149, Taf. 1, Fig. 3.

Material: 34 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58132–58135, 58138–58141.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz, Molasse des Elsaß (Molasse alsacienne). Jeweils 15 Sagitten stammen aus den Formationen Calcaires et Dolomies und Grès et Marnes gris à gypse, 2 Exemplare aus der Formation Marnes bariolées, ein weiteres aus der Molasse à charbon sowie eines aus der elsässischen Molasse.

Fundpunkte: Cossonay (Nr. 51, 59, 61), La Morges (Nr. 71, 94), Boudry/Viaduc (Nr. 114), Crétoillet (Nr. 123), Delémont (Nr. 153).

Fazies: In fast allen Fundpunkten, mit Ausnahme der brackischen Lokalität Boudry (Nr. 114) und der marin-brackischen Lokalität Delémont (Nr. 153), liegt limnische Fazies vor.

Beschreibung. — Länglich-eiförmige Sagitten mit sehr schwach konvexer Innenseite und konvexer Außenseite. Der zumeist fein gewellte Dorsalrand ist flach oder kräftig gewölbt und endet in der wenig bis gut entwickelten postdorsalen Ecke. Der Hinterrand kann stumpf zugespitzt oder abgerundet sein, der postventrale Umgang ist in der Regel abgeschrägt. Der glatte oder fein gewellte Ventralrand ist gewölbt. Das Rostrum springt weit hervor, das Antirostrum fehlt oder es ist als kleiner Höcker ausgebildet. Eine Excisura fehlt. Der mäßig tiefe Sulcus ist median gelegen und in ein verhältnismäßig großes Ostium und eine gerade, hinten geschlossene Cauda gliedert. Der Ostium-Unterrand ist mit einem etwa rechtwinkligen

Knick von der Cauda abgesetzt, ziemlich lang und konkav; der Ostium-Oberrand ist dagegen gerade und kurz. Die Crista superior ist massiger entwickelt als die Crista inferior, eine oval-eiförmige Area ist deutlich eingetieft. Die Ventrallinie ist sehr randnah und nur schwach ausgeprägt, häufig fehlt sie auch.

Maße der Sagitten: Länge: 1,24–3,50 mm

Höhe: 0,92–2,30 mm

Länge/Höhe: 1,30–1,55; zumeist 1,35–1,50.

Variabilität. — Wie bei allen *Dapalis*-Otolithen ist die Variabilität ziemlich hoch. Sie betrifft insbesondere die Wölbung des Dorsalrandes (flach oder kräftig gewölbt), die Ausbildung des Hinterrandes (stumpf zugespitzt, abgestutzt oder gerundet) und die Anlage des Antirostrums (fehlend oder kleiner Höcker). Bei einem Exemplar (vgl. Taf. 6, Fig. 10) befindet sich die Cauda oberhalb der Mitte und verläuft dann schräg nach hinten/unten. Der L/H-Index scheint im allgemeinen mit zunehmender Länge der Sagitten zuzunehmen, jedoch gibt es auch Ausnahmen, d. h. kleine Sagitten (Länge um 1,0 mm) mit einem L/H-Index zwischen 1,4 und 1,5.

Bemerkung. — Das von STINTON & KISSLING (1968) abgebildete Exemplar stimmt gut mit dem vorliegenden Material überein, außerdem stammen 15 der vorliegenden Sagitten aus der unmittelbaren Nähe der Typlokalität sowie aus einem vergleichbaren stratigraphischen Niveau. So kann die Artansprache trotz des nicht durchführbaren Vergleichs mit dem verschollenen Originalmaterial (vgl. Bemerkung zu *Atherina dentifera*) als gesichert gelten.

Beziehung. — *Dapalis carinatus* STINTON & KISSLING 1968 besitzt Ähnlichkeit mit dem mit ihm gemeinsam vorkommenden *D. rhomboidalis* STINTON & KISSLING 1968, mit *D. borkensis* WEILER 1961 aus dem Unter-Oligozän von Nord-Hessen, mit *D. formosus* (H. v. MEYER) aus dem Unter-Miozän von Süddeutschland und Mähren und schließlich mit *D. rhenanus* (KOKEN) aus dem Unter-Miozän des Mainzer Beckens und Oberrheingraben. *D. rhomboidalis* hat jedoch einen stärker gewölbten Ventralrand, außerdem besitzt er ein kürzeres Rostrum sowie ein breiteres Ostium als *D. carinatus*. *D. borkensis* weist eine noch gestrecktere, schlankere Gestalt und ein schmaleres Ostium auf. *D. formosus* hingegen zeigt eine gedrungene Form, ein kürzeres Rostrum und ein tiefer ausgeschnittenes Ostium als *D. carinatus*. *D. rhenanus* läßt sich durch den abgerundeten, also nicht abgeschrägten post-ventralen Umgang und die sich daraus ergebende, gleichmäßigere Form sowie das breitere Ostium von *D. carinatus* unterscheiden. Hinzugefügt werden muß aber, daß trotz der genannten Unterschiede die Ähnlichkeit zwischen *D. carinatus* und *D. rhenanus* hoch ist. Leider sind von *D. rhenanus* bislang nur wenige Sagitten gefunden worden, so daß über die Variationsbreite speziell dieser Art nichts bekannt ist. Da jedoch die Variabilität von *Dapalis*-Arten allgemein ziemlich hoch ist, kann nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, daß *D. carinatus* mit *D. rhenanus* (KOKEN) synonymisiert werden muß. Um diese Frage zu klären, müssen jedoch weitere Funde von *D. rhenanus* abgewartet werden.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29) bis Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).

Dapalis rhomboidalis STINTON & KISSLING 1968

Taf. 6, Fig. 1–6

*1968 *Dapalis rhomboidalis* sp. nov. — STINTON & KISSLING, Quelques otolithes de la Molasse oligocène, S. 149, Taf. 1, Fig. 4.

1979 *Dapalis rectangularis* n. sp. — STINTON & FREI, Fish otoliths from freshwater Molasse, S. 852–853, Taf. 1, Fig. 1–3.

1980 *Chanda nelsoni* n. sp. — NOLF & CAPPETTA, Les Otolithes du Miocène de Montpeyroux, S. 9, Taf. 2, Fig. 3–5.

Material: 167 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58143–58165.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz und Haute-Savoie. Etwa die Hälfte der Sagitten (80 Ex.) kommen aus der Formation Grès et Marnes gris à gypse, ungefähr 1 Drittel (52 Ex.) aus der Formation Molasse à charbon und etwa 1 Fünftel (32 Ex.) aus der Formation Calcaires et Dolomies. Nur 3 Exemplare wurden in Proben der Formation Marnes bariolées gefunden.

Fundpunkte: Talent 17 (Nr. 32), L'Aréna (Nr. 37), Grand Champs/Epautheyres (Nr. 47), Cossonay (Nr. 61, 63, 64), Findreuse 26 (Nr. 68), La Morges (Nr. 70, 71, 93, 163), Le Macheret (Nr. 72, 73), Crêt Rouge (Nr. 77), Haut-Crêt (Nr. 83), En Vaux (Nr. 84), Boudry (Nr. 112, 114, 115), Crétoillet (Nr. 123), Arnon (Nr. 152), Valeyres/Rances (Nr. 167).

Fazies: Ziemlich genau die Hälfte der Sagitten stammt aus brackischer, die andere Hälfte aus limnischer Fazies.

Beschreibung. — Otolithen von rundlich-rhomboedrischer Gestalt mit flach bis mäßig gewölbter Innenseite, kräftig gewölbter Außenseite und glatten oder fein gewellten Rändern. Der gewölbte Dorsalrand weist in der Mitte bei einigen Sagitten einen Medianknick auf. Eine zumeist abgerundete, wenig erhobene postdorsale Ecke ist fast immer erkennbar. Der Hinterrand verläuft in gut gerundetem Bogen oder er ist stumpf zugespitzt, der Ventralrand ist gleichmäßig und stark gewölbt. Das Rostrum ist breit, verhältnismäßig kurz und endet mit stumpfer Spitze. Die Anlage und Form von Antirostrum und Excisura sind unterschiedlich, sie können fehlen, angedeutet oder deutlich vorhanden sein. Das Antirostrum besitzt im letzteren Fall die Form eines kleinen Hakens oder Höckers, die Excisura flach U-förmige Gestalt. Ostium und Cauda sind im wesentlichen wie bei *D. carinatus* ausgebildet; im Gegensatz zu *D. carinatus* ist das Ostium jedoch kürzer und etwas tiefer ausgeschnitten und der Ostium-Oberrand ist fast immer leicht konvex. Hinsichtlich der Ausbildung der Area, der Crista superior und Crista inferior sowie der Ventrallinie bestehen keine Unterschiede zu *D. carinatus* (siehe dort).

Maße der Sagitten: Länge: 1,30–3,50 mm

Höhe: 0,97–2,70 mm

Länge/Höhe: 1,10–1,45; zumeist 1,20–1,35.

Variabilität. — Die relativ hohe Variabilität betrifft den Umriss (rundlich bis eiförmig), die Form des Hinterrandes (stumpf zugespitzt oder abgerundet) und die Ausbildung des Antirostrums und der Excisura (fehlend, angedeutet oder deutlich ausgeprägt). Wie bei *D. carinatus* ist auch bei *D. rhomboidalis* die normalerweise median gelegene Cauda bei einigen wenigen Exemplaren etwas nach oben verschoben. Einige Sagitten zeigen eine auffallend tief eingeschnittene Excisura und ein etwas tiefer ausgeschnittenes Ostium (vgl. Taf. 6, Fig. 4). In den übrigen Merkmalen weichen sie aber nicht von *D. rhomboidalis* ab und kommen auch stets gemeinsam mit „normalen“ *D. rhomboidalis* vor. Es kann anhand der wenigen Exemplare mit dieser tief eingeschnittenen Excisura nicht entschieden werden, ob es sich vielleicht um eine neue Art handelt. Daher werden diese Sagitten vorerst zu *D. rhomboidalis* gestellt.

Bemerkung. — Wie bei *Dapalis carinatus*.

Beziehung. — Die von NOLF & CAPPETTA (1980) gegebene Abbildung von *Chanda nelsoni* aus dem Unter-Miozän von Süd-Frankreich stimmt sehr gut mit *Dapalis rhomboidalis* überein; *Chanda nelsoni* NOLF & CAPPETTA 1980 muß daher

mit *Dapalis rhomboidalis* STINTON & KISSLING 1968 synonymisiert werden. Daselbe gilt bezüglich *Dapalis rectangularis* STINTON & FREI 1979. Diese Art zeigt zwar einen weniger abgerundeten postdorsalen Umgang als typische *D. rhomboidalis*, sie bleibt aber innerhalb des Variabilitätsspektrums von *D. rhomboidalis* und gehört daher zu jener Art.

Hinsichtlich der Form steht *D. rhomboidalis* dem untermiozänen *Dapalis formosus* (H. v. MEYER) recht nahe. *D. formosus* läßt sich jedoch von *D. rhomboidalis* durch die etwas schlankere Form, den oft kräftig gewellten Dorsalrand und das durch den konkav geformten Ostium-Unterrand tiefer ausgeschnittene Ostium unterscheiden. Gegenüber *D. rhenanus* kann *D. rhomboidalis* durch seine rundere Form gut unterschieden werden.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29, MP 30) bis Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).

Sonstige Vorkommen: Ost-Schweiz, Süd-Frankreich.

Dapalis aff. *rhomboidalis* STINTON & KISSLING 1968

Taf. 6, Fig. 14

Material: 1 Sagitta, SMNS Inv.-Nr. 58168.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der Haute-Savoie. Die Sagitta wurde in der Formation Marnes bariolées gefunden.

Fundpunkt: Lovagny (Nr. 92).

Fazies: Limnisch.

Beschreibung. — Form rundlich-eiförmig, Innen- und Außenseite mäßig konvex, Außenseite in der Mitte konkav eingebuchtet, im Bereich des Rostrums 3 kleine Höcker. Insgesamt ähnlich *Dapalis rhomboidalis* STINTON & KISSLING, von diesem aber durch folgende Merkmale zu unterscheiden: postdorsale Ecke markant ausgebildet; kräftigeres, relativ längeres Rostrum; Cauda etwas breiter und sehr nahe am Hinterrand endend.

Maße der Sagitta: Länge: 3,00 mm

Höhe: 2,16 mm

Länge/Höhe: 1,39

Bemerkung. — Aufgrund der Ähnlichkeit mit *D. rhomboidalis* und aufgrund des höheren Alters (Mittel-Oligozän) dieser Sagitta könnte es sich um eine Art handeln, aus der sich *D. rhomboidalis* entwickelt hat. Dies bleibt jedoch bis zum Auffinden weiterer Exemplare von *Dapalis* aff. *rhomboidalis* nur eine Vermutung.

Stratigraphische Reichweite: Mittel-Oligozän (Rupel).

Dapalis aff. *carinatus* STINTON & KISSLING 1968

Taf. 6, Fig. 13

Material: 1 Sagitta, SMNS Inv.-Nr. 58142.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der Haute-Savoie. Die Sagitta wurde in der Formation Marnes bariolées gefunden.

Fundpunkt: Lovagny (Nr. 92).

Fazies: Limnisch.

Beschreibung. — Form länglich-gestreckt, Innen- und Außenseite wie bei *Dapalis* aff. *rhomboidalis* ausgebildet, jedoch nur 1 kleiner Höcker im Bereich des Rostrums. Insgesamt ähnlich *Dapalis carinatus* STINTON & KISSLING, von diesem aber durch folgende Merkmale zu unterscheiden: Dorsalrand im hinteren Bereich

abgeschrägt; längeres, weiter vorspringendes Rostrum; Cauda etwas breiter und sehr nahe am Hinterrand endend.

Maße der Sagitta: Länge: 3,70 mm
Höhe: 2,10 mm
Länge/Höhe: 1,76

Bemerkung. — Aufgrund der Ähnlichkeit mit *D. carinatus* und des höheren Alters (Mittel-Oligozän) dieser Sagitta könnte es sich um eine Art handeln, aus der sich *D. carinatus* entwickelt hat. Vergleiche hierzu Bemerkung zu *Dapalis* aff. *rhomboidalis*.

Stratigraphische Reichweite: Mittel-Oligozän (Rupel).

Familie Serranidae SWAINSON 1839

Gattung *Morone* MITCHELL 1814

Morone aequalis (KOKEN) WEILER 1963

Taf. 6, Fig. 17–19

v *1891 Otol. (Percidarum) *aequalis* n. sp. — KOKEN, Neue Untersuchungen an tertiären Fisch-Otolithen, S. 127, Fig. 16.

v 1963 *Morone aequalis* (KOKEN). — WEILER, Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, S. 34–37, Abb. 138–148.

1980 *Morone* sp. — NOLF & CAPPETTA, Les Otolithes du Miocène de Montpeyroux, S. 9, Taf. 1, Fig. 20.

Material: 4 Sagitten und eine nicht ganz vollständige Sagitta. 3 Sagitten abgebildet, SMNS Inv.-Nr. 58170–58171.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz und Haute-Savoie. Die Sagitten wurden in den Formationen Obere Bunte Mergel und Grès et Marnes gris à gypse gefunden.

Fundpunkte: Findreuse 6 (Nr. 44), Grandsonnet (Nr. 157).

Fazies: Aus fluviatiler und brackischer Fazies.

Beschreibung. — Innenseite schwach konvex, Außenseite schwach konkav. Der wenig gekerbte Dorsalrand verläuft gerade zur postdorsalen Ecke, wo der Übergang zum kurzen und ganz schwach zugespitzten Hinterrand erfolgt. Der glatte, lange Ventralrand ist gewölbt und mündet in das kräftige, breite, vorne abgerundete Rostrum. Ein winziges Antirostrum ist nur bei einem Exemplar vorhanden (ohne Abb.), die übrigen zeigen weder ein Antirostrum noch eine Excisura. Der Sulcus ist in ein breites Ostium und eine schlanke, verhältnismäßig kurze, im hinteren Teil nach unten abbiegende Cauda gegliedert. Die Cauda ist am Übergang zum Ostium wenig bis deutlich verengt. Der Ostium-Oberrand ist kurz und steigt steil nach oben zum Dorsalrand an. Der konkave, längere Ostium-Unterrand ist mit einem Knick von der Cauda abgesetzt. Eine gering verdickte Crista superior steht einer etwas schwächer ausgeprägten, leistenförmigen Crista inferior gegenüber. Der Ostium-Vorderrand ist bei den 2 größeren Exemplaren aus Nr. 157 durch eine kleine Furche eingeschnitten (vgl. Taf. 6, Fig. 17, 19). Nur bei diesen Sagitten erkennt man auf dem Ostium außerdem eine etwa parallel zum Ostium-Unterrand verlaufende, sich in Richtung Rostrum fächerförmig verbreiternde Streifung. Eine gut umgrenzte, mäßig eingetiefte Area ist vorhanden; eine Ventrallinie nicht zu erkennen.

Maße der Sagitten: Länge: 3,90–5,20 mm
Höhe: 2,20–3,20 mm
Länge/Höhe: 1,60–1,80

Variabilität. — Der L/H-Index nimmt bei dem vorliegenden Material mit zunehmender Länge der Sagitten ab. Bei einem Exemplar ist das Rostrum ziemlich lang (vgl. Taf. 6, Fig. 18).

Beziehung. — Die Art stimmt mit *Morone aequalis* (KOKEN) aus dem Ober-Oligozän und Unter-Miozän des Mainzer Beckens überein. Geringe Differenzen, wie der weniger gewölbte Dorsalrand der Art aus der West-Schweiz und Haute-Savoie, bleiben im Bereich der Variabilität von *Morone aequalis*.

Durch ihre Form ist die vorliegende Art gut von den in stratigraphisch vergleichbaren oder etwas älteren Schichten vorkommenden Arten *M. brevis* WEILER 1972, *M. cornuta* NOLF & CAPPETTA 1980, *M. daimeriesi* NOLF 1977, *M. limburgensis* POSTHUMUS 1923, *M. moguntina* (KOKEN) und *M. moravica* WEILER 1966 unterscheidbar.

Bemerkung. — FRIZELL & DANTE (1965: 702) führen eine neue fossile Gattung *Allomorone* ein, zu der sie auch die mit *Morone aequalis* verwandte *Morone moguntina* (KOKEN) stellen. Es muß darauf hingewiesen werden, daß sowohl *Morone moguntina* wie auch *M. aequalis* typische *Morone*-Vertreter sind und keinerlei Verwandtschaft mit der fossilen Gattung *Allomorone* besitzen.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt) bis Unter-Miozän (Aquitain, ?Burdigal).

Sonstige Vorkommen: Mainzer Becken, Oberrheingraben (Obere Cerithien-Schichten, Untere und Obere Hydrobien-Schichten); Süd-Frankreich.

Familie Mugilidae CUVIER 1829

Gattung *Chelon* RÖSE, in WALBAUM 1793

Chelon gibbosus n. sp.

Taf. 5, Fig. 10–12

1972 *Mugil* sp. — WEILER in DOEBL et al., Ein „Aquitain“-Profil von Mainz-Weisenau, S. 78, Taf. 15, Fig. 15, 21.

1980 „Genus Mugilidarum“ sp. — NOLF & CAPPETTA, Les Otolithes du Miocène de Montpeyroux, S. 13, Taf. 3, Fig. 5–9.

Holotypus: Rechte Sagitta, Taf. 5, Fig. 11, SMNS Inv.-Nr. 58173/1.

Locus typicus: Talent 17 (Nr. 32).

Stratum typicum: Untere Süßwassermolasse (Grès et Marnes gris à gypse).

Derivatio nominis: von (lat.) gibbosus = höckerig, wegen der charakteristischen Ausbildung des Dorsalrandes.

Paratypen: 3 Sagitten, 2 davon abgebildet auf Taf. 5, Fig. 10, Fig. 12, SMNS Inv.-Nr. 58173/2–4.

Material: 5 Sagitten und 2 unvollständige Exemplare, die jedoch die charakteristischen Merkmale der Art zeigen.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz. Alle Sagitten stammen aus der Formation Grès et Marnes gris à gypse.

Fundpunkte: Talent 17 (Nr. 32); Penthaz (Nr. 50).

Fazies: Brackisch.

Diagnose. — Länglich gestreckte Sagitten mit einer höckerförmigen Aufwölbung des Dorsalrandes im vorderen Teil.

Beschreibung. — Umriß länglich-gestreckt, Innenseite schwach konvex, Außenseite schwach konkav. Der nur gering gekerbte Dorsalrand steigt vom runden oder stumpf zugespitzten Antirostrum zu einer höckerförmigen Aufwölbung empor, die etwa die vordere Hälfte des Dorsalrandes einnimmt. Hinter dem Höcker

ist eine kleine Mulde, von da erstreckt sich der Dorsalrand in gerader Linie nach hinten zur abgerundeten, zuweilen fein gekerbten postdorsalen Ecke. Der Hinter- rand fällt steil ab und kann gleichfalls leicht gekerbt sein. Bei einer Sagitta (vgl. Taf. 5, Fig. 12) ist der Hinterrand im unteren Bereich ein wenig nach hinten ausge- zogen. Der sehr fein gefälte Ventralrand ist konvex gebogen und endet in einem kurzen, stumpf zugespitzten Rostrum. Zwischen Rostrum und Antirostrum ist eine U-förmige Excisura vorhanden. Der Sulcus ist in ein kurzes, breit V- oder U-för- miges Ostium und eine lange, schmale Cauda unterteilt. Die Cauda verläuft vom Ostium etwas schräg nach oben/hinten und biegt dann in Höhe der postdorsalen Ecke nach unten um. Sie endet geringfügig verjüngt und mit rundem Abschluß ver- hältnismäßig nahe am Ventralrand. Der Ostium-Unterrand ist flachwinklig von der Cauda abgesetzt und verläuft schwach konkav gebogen zur Rostrumspitze. Der Ostium-Oberrand ist kürzer und zieht in gerader Linie nach vorne oder vorne/oben zum Antirostrum. Eine mäßig entwickelte Crista superior steht einer schwächer ent- wickelten (auch fehlenden) Crista inferior gegenüber. Die halbmondförmige, deut- lich eingetiefte Area ist klein. Das gewölbte Ventralfeld wird von einer am Cauda- Ende abschließenden Ventrallinie durchzogen.

Maße des Holotypus:	Länge: 2,72 mm
	Höhe: 1,56 mm
Maße der Sagitten:	Länge: 1,24–3,36 mm
	Höhe: 0,88–1,76 mm
	Länge/Höhe: 1,41–1,91

Variabilität. — Das Ausmaß des Höckers kann etwas schwanken, er ist jedoch stets deutlich und kennzeichnend ausgebildet. Die Breite des Ostiums und die Tiefe der Excisura variieren gleichfalls ein wenig.

Beziehung. — Hinsichtlich der bereits bekannten fossilen „*Mugil*“-Arten sei auf die Darstellungen von MARTINI (1984) und NOLF (1985) verwiesen. Einige Sagitten von *Mugil applanatus* (RZEHA) wurden mir von Herrn Dr. Brzobohatý (Brno) zur Verfügung gestellt (vgl. Taf. 5, Fig. 14–15). Von all diesen Arten können die vorlie- genden Sagitten durch den markant höckerförmig gewölbten Dorsalrand unter- schieden werden. Synonym mit *Chelon gibbosus* ist die von WEILER (1972: Abb. 15) aus den Cerithien-Schichten als *Mugil* sp. beschriebene Art. Der Buckel auf dem Dorsalrand ist bei diesem Exemplar etwas weniger gut entwickelt, aber dennoch deutlich zu erkennen. Gleichfalls synonym mit *Chelon gibbosus* dürfte aufgrund der übereinstimmenden Form die von NOLF & CAPPETTA (1980) als *Mugilidarum* sp. dokumentierte Art sein.

Der *Chelon gibbosus* charakterisierende Buckel gab den Anlaß, die neue Art nicht zur Gattung *Mugil* zu stellen, denn die Sagitten rezenter *Mugil*-Arten zeichnen sich insbesondere durch sehr schlanke Gestalt und einen geraden, höchstens ganz schwach gewölbten Dorsalrand aus. Auch die fossil bereits bekannte Gattung *Liza* (STEURBAUT 1984) besitzt diesen gerade gestreckten Dorsalrand und kommt daher für die neue Art nicht in Frage. Eine relativ gute Übereinstimmung hinsichtlich der Form und auch bezüglich der Ausbildung von Ostium und Cauda liegt mit Sagitten der bislang nur rezent bekannten Gattung *Chelon* vor. Die von CHAINE (1938: Taf. 25) abgebildeten Sagitten von *Chelon labrosus* (Risso 1826) (dort noch als *Mugil chelo* Cuv. bezeichnet) zeigen zuweilen eine gleichartige höckerähnliche Aufwöl- bung des Dorsalrandes wie die neue Art. Unterscheiden läßt sich *Chelon gibbosus* von der rezenten Art u. a. durch seinen glatteren Ventralrand, die nicht so nah am Dorsalrand endende Cauda und die geringere Größe.

Bemerkung. — Aufgrund der genannten Unterschiede zwischen *Chelon gibbosus* und der rezenten *Chelon*-Art kann nicht mit letzter Sicherheit ausgeschlossen werden, daß eine fossile, mit *Chelon* nahe verwandte Gattung vorliegt. Es sind aber zu wenig Informationen über die Sagitten der rezenten Mugiliden vorhanden, um diese Frage zu diesem Zeitpunkt klären zu können.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 30) bis Unter-Miozän (Aquitän).

Sonstige Vorkommen: Mainzer Becken (Obere Cerithien-Schichten), Süd-Frankreich.

Familie Eleotridae

Eleotridarum *schadi* (WEILER) nov. comb.

v *1963 *Gobius schadi* n. sp. — WEILER, Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, S. 39–40, Abb. 159–166.

Bemerkung. — Von dieser Art aus den Oberen Cerithien-Schichten des Oberrheingrabens sind leider nur sehr wenige und juvenile Sagitten überliefert. Die Exemplare zeigen eine sehr nahe Mündung des Ostiums am Vorderrand, ganz ähnlich wie dies bei *Eleotridarum sectus* (STINTON & KISSLING) der Fall ist bzw. wie es allgemein für die Eleotriden charakteristisch ist. Aus diesem Grund muß die Art zu den Eleotriden gestellt werden.

Beziehung. — Die Form dieser kleinen Sagitten von *E. schadi* stimmt in auffallender Weise mit dem Umriß kleiner Exemplare von *E. sectus* überein. Ein deutlicher Unterschied ist nur durch die Entwicklung des postdorsalen Umgangs gegeben, dieser ist bei *schadi* gewölbt, bei *sectus* dagegen kantig. Aufgrund der Ähnlichkeit handelt es sich sicher um zwei nahe verwandte Arten.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt).

Eleotridarum *sectus* (STINTON & KISSLING) nov. comb.

Taf. 8, Fig. 12–16

*1968 *Gobius sectus* sp. nov. — STINTON & KISSLING, Quelques otolithes de la Molasse oligocène, S. 149–150, Taf. 1, Fig. 5.

1968 *Lepidogobius bifidus* sp. nov. — STINTON & KISSLING, Quelques otolithes de la Molasse oligocène, S. 150, Taf. 1, Fig. 6.

1979 *Gobius sectus* STINTON & KISSLING. — STINTON & FREI, Fish otoliths from freshwater molasse, S. 853, Taf. 1, Fig. 4a, b, 5, 6.

?1979 *Gobius irregularis* STINTON & KISSLING. — STINTON & FREI, Fish otoliths from freshwater molasse, S. 854, Taf. 1, Fig. 7a, b.

Material: 21 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58174–58181.

Fundschichten: Untere Süßwassermolasse der West-Schweiz. 12 Sagitten wurden in der Formation Grès et Marnes gris à gypse gefunden, 7 Exemplare in der Formation Calcaires et Dolomies und 2 weitere in der Formation Molasse à charbon.

Fundpunkte: Cossonay (Nr. 65), La Morges (Nr. 71, 161, 164), Le Macheret (Nr. 73), Boudry-Viaduc (Nr. 114, 115), Crétoillet (Nr. 123).

Fazies: 10 Sagitten stammen aus brackischer Fazies, 8 aus limnischer und 3 aus „vermutlich limnischer“ Fazies.

Beschreibung. — Umriß schief-viereckig, Innenseite flach, Außenseite schwach konvex. Der glatte oder leicht gekerbte Dorsalrand ist schwach gewölbt oder gerade, der postdorsale Fortsatz ist bei kleineren Sagitten manchmal rundlich, bei größeren stumpf zugespitzt. Der Hinterrand verläuft bei kleinen Sagitten gerade

oder mit leichter Einbuchtung (unterhalb des postdorsalen Lappens) nach hinten/unten, bei den großen Sagitten ist der Hinterrand in der Mitte breit V-förmig eingeschnitten. Der Ventralrand ist gerade und fein gewellt oder glatt, er endet in einem kurzen, mit stumpfer Spitze versehenen präventralen Fortsatz, der bei den kleinen Sagitten relativ markanter ausgebildet ist als bei den größeren Exemplaren. Der Vorderrand ist in der Mitte oder etwas unterhalb dieser eingebuchtet oder V-förmig eingeschnitten. Der hoch angelegte prädorsale Umgang ist breit gerundet. Der etwa median gelegene, flache Sulcus ist in eine kleine, rundliche Cauda und in ein schlankes, längeres, nach vorne sich verjüngendes Ostium gegliedert. Das Ostium endet mit seiner Spitze dicht am Vorderrand. Eine länglich-ovale Area und eine relativ breite, aber seichte Ventrallinie sind ausgebildet.

Maße der Sagitten: Länge: 0,68–2,84 mm

 Höhe: 0,70–2,20 mm

 Länge/Höhe: 0,9–1,3

Variabilität. – Es ist eine ontogenetische Variabilität festzustellen; sie betrifft, wie oben erläutert, insbesondere die Form des Hinterrandes und den präventralen Fortsatz. Außerdem variiert innerhalb der kleinen Sagitten (kleiner als 1 mm) das L/H-Verhältnis beträchtlich. Eine Zu- oder Abnahme des L/H-Index in Abhängigkeit des Längenwachstums ist nicht feststellbar. STINTON & KISSLING (1968) erkannten vermutlich aufgrund der ontogenetischen Variabilität die kleinen Sagitten nicht als zu „*Gobius*“ *sectus* gehörig und beschrieben sie als „*Lepidogobius bifidus*“. Anhand des hier vorliegenden Materials ist aber die Entwicklung der kleinen „*Lepidogobius bifidus*“ zu großen „*Gobius sectus*“ sehr gut zu erkennen.

Bemerkung. – Das Originalmaterial der Art ist verschollen. Das von STINTON & KISSLING (1968) abgebildete Exemplar zeigt jedoch die kennzeichnende Form und den charakteristischen Sulcus, so daß über die Identität des vorliegenden Materials kein Zweifel besteht. Außerdem kommt ein Teil des Materials aus der unmittelbaren Nähe der Typlokalität sowie aus einem vergleichbaren stratigraphischen Bereich.

Beziehung. – Die Zuordnung zur Familie Eleotridae erfolgt aufgrund der guten Übereinstimmung, insbesondere hinsichtlich der Form des Sulcus, mit rezenten Vertretern dieser Familie. Die Gattung konnte leider nicht ausfindig gemacht werden. Der von STINTON & FREI (1979) beschriebene „*Gobius irregularis*“, von dem nur der erodierte und beschädigte Holotypus vorliegt, ist mit *Eleotridarum sectus* sehr wahrscheinlich synonym.

Die von NOLF & CAPPETTA (1980) als „genus *Eleotridarum*“ sp. abgebildete Art könnte aufgrund der ähnlichen Form mit *Eleotridarum sectus* verwandt sein. Eine weitere ähnliche, etwas länglichere Art beschreibt STEURBAUT 1984 (Taf. 32, Fig. 25) als „genus *Eleotridarum*“ sp. aus dem mittleren Oligozän des Aquitaine-Beckens. Nahe verwandt dürfte außerdem *Eleotridarum schadi* (WEILER) aus dem Ober-Oligozän des Oberrheingrabens sein (siehe auch Beziehung bei *E. schadi*).

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (MP 28) bis Unter-Miozän (Aquitain, MN 1).

Sonstige Vorkommen: Ost-Schweiz.

Eleotridarum aff. *sectus* (STINTON & KISSLING)

Taf. 8, Fig. 11

Material: 3 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58182.

Fundschicht: Untere Süßwassermolasse der Haute-Savoie. Das Material wurde in der Formation Grès et Marnes gris à gypse gefunden.

Fundpunkt: Forens/Valserine (Nr. 49).

Fazies: Brackisch.

Beschreibung. — Umriß etwa quadratisch, Innenseite flach, Außenseite konvex und im hinteren Ventralbereich verdickt. Der gewölbte Dorsalrand ist gekerbt und mit Medianknick versehen. Kleine, kantige postdorsale Ecke. Von dieser fällt der Hinterrand senkrecht ab, kurz vor Erreichen der Mitte ist er ein wenig eingebuchtet, darunter dann nochmals leicht gewellt. Der Ventralrand verläuft vom etwa rechtwinkligen postventralen Umgang zunächst gerade, biegt dann in der Mitte schräg nach vorne/oben um und endet in einem etwas hervorspringenden, abgerundeten präventralen Fortsatz. Oberhalb von diesem ist eine kleine, scharfe Einkerbung zu sehen, darüber steigt dann der Vorderrand senkrecht zur relativ niedrig angelegten, kantigen prädorsalen Ecke an. Der verhältnismäßig tiefe, sehr schmale Sulcus ist in eine kleine, kreisrunde Cauda und ein längliches, schlankes Ostium unterteilt. Die sich verjüngende Ostiumspitze endet nahe am Vorderrand. Am Übergang Ostium—Cauda ist der Sulcus eingeschnürt. Crista superior und Crista inferior sind nur im mittleren Bereich des Sulcus bzw. im hinteren Teil des Ostiums schwach entwickelt. Die breite Ventrallinie ist nur wenig eingetieft, genauso die rundliche, unscharf begrenzte Area.

Maße der Sagitten: Länge: 1,05–1,48 mm

Höhe: 1,08–1,35 mm

Länge/Höhe: 0,96–1,09

Beziehung. — Durch den präventralen Fortsatz ähneln die vorliegenden Sagitten *Eleotridarum sectus* (STINTON & KISSLING). Sie besitzen jedoch nicht den bei *E. sectus* vorliegenden postventralen Fortsatz, auch die deutliche, mediane Einbuchtung des Hinterrandes fehlt. Außerdem ist der Sulcus von *E. aff. sectus* gegenüber *E. sectus* sehr schmal. Aufgrund der genannten Unterschiede wird die Art bis zum Auffinden weiterer Exemplare als *E. aff. sectus* bezeichnet.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Oligozän (Chatt, MP 30).

Familie Gobiidae BONAPARTE 1832

Gattung *Gobius* LINNAEUS 1758

Gobius altiformis n. sp.

Taf. 7, Fig. 1–6, 15, Taf. 8, Fig. 1–3

Holotypus: Linke Sagitta, Taf. 7, Fig. 1, SMNS Inv.-Nr. 58183/1.

Locus typicus: Le Locle (Nr. 5).

Stratum typicum: Obere Süßwassermolasse.

Derivatum nominis: von (lat.) *altiformis* = von hoher Gestalt, nach der Form der Sagitten.

Paratypen: 33 Sagitten, 9 davon abgebildet auf Taf. 7, Fig. 2–6, 15 und Taf. 8, Fig. 1–3, SMNS Inv.-Nr. 58183/2–34.

Material: 34 Sagitten.

Fazies: Limnisch.

Diagnose. — Verhältnismäßig hohe Sagitten mit gewölbtem Dorsalrand und median bis submedian gelegenen, kurzem und breitem Sulcus.

Beschreibung. — Umriß fast quadratisch, aber etwas höher als lang, Innen- und Außenseite schwach konvex, Außenseite im ventralen Bereich verdickt. Dorsalrand gewölbt oder nach oben/hinten ansteigend; gering gewellt bis kräftig gekerbt,

manchmal mit Medianknick. Die Ausbildung des postdorsalen Fortsatzes ist verschieden, er kann leicht gewölbt und abgerundet oder nach oben oder nach hinten gerichtet und stumpf zugespitzt sein. Unterhalb von ihm ist der ansonsten gerade, glatte und steil abfallende Hinterrand in der Regel etwas eingebuchtet. Der rechtwinklige postventrale Umgang ist abgerundet oder kantig, der zumeist glatte Ventralrand ist gerade. Der präventrale Umgang gleicht dem postventralen Umgang. Der steile Vorderrand ist gerade oder median etwas eingebuchtet, der prädorsale Umgang zumeist abgerundet. Der median bis submedian gelegene, kurze und flache Sulcus ist in eine kleinere, rundliche Cauda und ein etwas größeres, vorne mit abgerundeter Spitze schließendes Ostium gegliedert. Nach oben ist der Sulcus durch eine flach verdickte Crista superior begrenzt. Eine dünne, leistenförmige Crista inferior ist meistens vorhanden. Die breite Ventrallinie ist deutlich eingetieft, die Area ist unscharf begrenzt und flach.

Maße des Holotypus: Länge: 1,32 mm

Höhe: 1,32 mm

Maße der Sagitten: Länge: 0,88–1,48 mm

Höhe: 0,88–1,52 mm

Länge/Höhe: 0,90–1,05; zumeist 0,95–1,0.

Variabilität. — Die Variabilität betrifft insbesondere die Wellung und Kerbung des Dorsalrandes. Offensichtlich weisen die rechten Sagitten zumeist einen markant gekerbten Dorsalrand auf oder sind mit Medianknick versehen. Linke Sagitten scheinen dagegen vorzugsweise einen fein gekerbten oder gering gewellten Dorsalrand zu haben. Variabel sind außerdem Anlage und Ausbildung des postdorsalen Fortsatzes.

Beziehung. — Von den zahlreichen fossilen *Gobius*-Arten läßt sich *Gobius altiformis* in erster Linie durch den kurzen und rundlichen Sulcus sowie durch die hohe, kantige Form unterscheiden. *Gobius altus* WEILER 1963 zeigt zwar denselben Form-Grundtyp, besitzt jedoch einen stärker entwickelten postdorsalen Fortsatz, eine weniger gleichmäßige Ausbildung der Ränder und einen schlankeren Sulcus. Gegenüber *Gobius helvetiae* SALIS 1967 ist *G. altiformis* höher und der post- und prädorsale Umgang sind stärker betont. Am nächsten verwandt ist *Gobius altiformis* mit *Gobius latiformis* n. sp., er kann von diesem vor allem durch die relativ höhere Gestalt unterschieden werden.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Miozän (MN 8).

Gobius latiformis n. sp.

Taf. 7, Fig. 7–10, Taf. 8, Fig. 7–10

v 1967 *Gobius* cf. *francofurtanus* KOKEN. — SALIS, Geologische und sedimentologische Untersuchungen, S. 45, Fig. 13: 2–4, 6.

Holotypus: Linke Sagitta, Taf. 7, Fig. 7, SMNS Inv.-Nr. 58187/1.

Locus typicus: Le Locle (Nr. 5).

Stratum typicum: Obere Süßwassermolasse.

Derivatio nominis: von (lat.) *latiformis* = von breiter Gestalt, nach der Form der Sagitten.

Paratypen: 39 Sagitten, 7 davon abgebildet auf Taf. 7, Fig. 8–10 und Taf. 8, Fig. 7–10, SMNS Inv.-Nr. 58187/2–40.

Material: 47 Sagitten.

Fundschicht: Obere Süßwassermolasse des Schweizer Jura.

Fundpunkt: Le Locle (Nr. 1, 4, 5).

Fazies: Limnisch.

Diagnose. — Länglich-rechteckige Sagitten mit median bis submedian gelegenen, kurzem und breitem Sulcus.

Beschreibung. — Umriss rechteckig, nur wenig länger als hoch, Innen- und Außenseite wie bei *Gobius altiformis* n. sp. Dorsalrand leicht bis kräftig gewellt oder gekerbt, selten gerade verlaufend, im allgemeinen leicht gewölbt, manchmal mit Medianknick. Gut entwickelter, zuweilen ein wenig nach hinten umgebogener postdorsaler Lappen; unterhalb von diesem ist der Hinterrand etwas eingebuchtet und verläuft dann steil zum zumeist rechtwinklig ausgebildeten postventralen Umgang, der manchmal auch etwas nach hinten ausgespitzt sein kann. Der glatte oder wenig gewellte Ventralrand ist gerade und endet im rechtwinkligen oder geringfügig nach vorne verlängerten präventralen Umgang. Der gerade oder median eingebuchtete Vorderrand steigt steil zum hoch angelegten prädorsalen Umgang an; dieser kann einfach abgerundet, kräftig gewölbt oder als stumpf zugespitzter Lappen entwickelt sein. Die Lage und Ausbildung des Sulcus stimmt mit der unter *Gobius altiformis* n. sp. beschriebenen vollständig überein. Dasselbe gilt für die Ventrallinie und die Area.

Maße des Holotypus: Länge: 1,24 mm

Höhe: 1,12 mm

Maße der Sagitten: Länge: 0,95–2,13 mm

Höhe: 0,95–1,64 mm

Länge/Höhe: 1,00–1,25; zumeist 1,10–1,15

Variabilität. — Wie bei vielen Gobiiden ist auch bei *Gobius latiformis* die Ausbildung der Ränder sehr variabel. So fällt beispielsweise die unterschiedliche Wölbung und Kerbung des Dorsalrandes auf und die veränderliche Entwicklung des prädorsalen Umgangs.

Beziehung. — Die von SALIS (1967) als *Gobius* cf. *francofurtanus* KOKEN beschriebene Art stimmt zum Teil mit *Gobius latiformis* n. sp. überein. Nahe verwandt ist *G. latiformis* mit *G. altiformis*, beide Arten kommen häufig gemeinsam vor. Von den anderen fossilen *Gobius*-Arten kann man *G. latiformis* — wie bereits *G. altiformis* — in erster Linie durch den kurzen und rundlichen Sulcus sowie durch die regelmäßige, rechteckige Form unterscheiden. *Gobius* cf. *telleri* SCHUBERT 1906 und *Gobius francofurtanus* (KOKEN) besitzen zuweilen eine ähnliche Form, aber einen relativ längeren und schlankeren Sulcus. *G. francofurtanus* (KOKEN) ist außerdem dünner, seine dorsalen und ventralen Fortsätze sind stärker entwickelt, und sein Dorsalrand ist markant durch Wellen oder Kerben gegliedert. Gegenüber *Gobius longus* SALIS 1967 läßt sich *G. latiformis* durch die höhere, mehr kantige Form und den eingebuchteten Vorder- und Hinterrand gut abtrennen.

Bemerkung. — Die beiden hier neu beschriebenen *Gobius*-Arten lassen sich von rezenten Vertretern dieser Gattung durch den kürzeren und breiteren Sulcus unterscheiden.

Stratigraphische Reichweite: Grenzbereich Unter-/Mittel-Miozän (MN 5) bis Ober-Miozän (MN 8).

Sonstige Vorkommen: Zentral-Schweiz (Obere Süßwassermolasse).

Gobius aff. *helvetiae* SALIS 1967

Taf. 7, Fig. 11–12

v ? 1967 *Gobius helvetiae* n. sp. — SALIS, Geologische und sedimentologische Untersuchungen, S. 45–46, Fig. 13: 9, 11–15.

Material: 11 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58190–58192.

Fundschicht: Obere Süßwassermolasse des Schweizer Jura.

Fundpunkt: Le Locle (Nr. 1, 2, 3).

Fazies: Limnisch.

Beschreibung. — Form rechteckig, größere Exemplare etwas länger, kleinere etwas höher. Innenseite flach, Außenseite gewölbt und im ventralen Bereich verdickt. Dorsalrand gerade oder schwach konvex, Seitenränder steil abfallend, gerade und glatt, Ventralrand gleichfalls gerade und glatt. Die in etwa rechtwinkligen prä- und postdorsalen Umgänge sind zumeist kantig, manchmal auch abgerundet; die prä- und postventralen Umgänge sind rechtwinklig und kantig. Die Lage und Ausbildung des Sulcus stimmt mit der von *G. altiformis* und *G. latiformis* überein. Dasselbe gilt für die Ventrallinie und die Area.

Maße der Sagitten: Länge: 0,72–1,36 mm

Höhe: 0,72–1,24 mm

Länge/Höhe: 1,00–1,10

Beziehung. — Hinsichtlich der Gestalt besteht Ähnlichkeit mit *Gobius helvetiae* SALIS 1967, jedoch weisen die vorliegenden Sagitten gegenüber *G. helvetiae* einen mehr submedian gelegenen, kürzeren und breiteren Sulcus sowie einen glatteren Dorsalrand auf. Von *G. latiformis* und *G. altiformis* läßt sich *Gobius* aff. *helvetiae* durch die glatten Ränder und wenig ausgeprägten Umgänge unterscheiden.

Bemerkung. — Es liegen nicht genügend Sagitten dieser Form vor, um entscheiden zu können, ob es sich bei *Gobius* aff. *helvetiae* um eine neue Art oder um etwas untypisch ausgebildete Sagitten von *Gobius helvetiae* handelt.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Miozän (MN 8).

Gobius sp. 1

Taf. 7, Fig. 13–14

Material: 3 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58185.

Fundschicht: Obere Süßwassermolasse des Schweizer Jura.

Fundpunkt: Le Locle (Nr. 5).

Fazies: Limnisch.

Beschreibung. — Innen- und Außenseite flach konvex. Gestalt in den Grundzügen wie *G. altiformis* n. sp., jedoch Hinterrand tief V-förmig eingeschnitten, wodurch ein großer, stumpf zugespitzter postdorsaler Lappen sowie ein nach hinten etwas ausgestellter postventraler Fortsatz entstehen.

Maße der Sagitten: Länge: 1,24–1,56 mm

Höhe: 1,04–1,44 mm

Länge/Höhe: 1,03–1,19

Bemerkung. — Anhand der wenigen Sagitten kann nicht beurteilt werden, ob es sich um eine neue Art oder um aberrant ausgebildete Sagitten von *G. altiformis* oder *G. latiformis* handelt.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Miozän (MN 8).

Gobius sp. 2

Taf. 8, Fig. 4–6

Material: 3 Sagitten, SMNS Inv.-Nr. 58186.

Fundschicht: Obere Süßwassermolasse des Schweizer Jura.

Fundpunkt: Le Locle (Nr. 4).

Fazies: Limnisch.

Beschreibung. — Innen- und Außenseite sehr schwach konvex. Form ähnlich

wie *Gobius latiformis*; von diesem aber durch einen markanten, nach hinten ragenden und mit stumpfer Spitze endenden, postventralen Lappen zu unterscheiden.

Maße der Sagitten: Länge: 1,20–1,80 mm

Höhe: 1,00–1,48 mm

Länge/Höhe: 1,07–1,22

Bemerkung. – Wie bei *Gobius* sp. 1.

Stratigraphische Reichweite: Ober-Miozän (MN 8).

3. Biostratigraphie und Paläoökologie der Unteren Süßwassermolasse (Bettina Reichenbacher)

3.1. Die Fisch-Gemeinschaften der mittelländischen Unteren Süßwassermolasse

Marnes bariolées (Mittel- bis Ober-Oligozän)

Die Fisch-Gemeinschaft der Marnes bariolées ist mit 10 Arten verhältnismäßig artenreich, jedoch arm an Individuen (vgl. Tab. 1). Sie setzt sich aus Vertretern von *Mikroumbra*, *Palaeolebias* und *Dapalis* zusammen. Ein Teil der Arten ist auf die Formation der Marnes bariolées beschränkt: *Mikroumbra longirostrata*, *M. aff. ringadei*, *D. aff. carinatus* und *D. aff. rhomboidalis*. Die übrigen Arten (vgl. Tab. 1) sind in der USM allgemein häufig und weit verbreitet, jedoch liegen in den Marnes bariolées auch von diesen Taxa jeweils nur zwischen 1–6 Sagitten vor, die außerdem in fast allen Fällen nicht ganz typisch (aberrant?) ausgebildet sind.

In der Fischfauna der Marnes bariolées sind die brackisch-limnischen Chandiden (*Dapalis*) ein wenig häufiger als die limnisch-brackischen Cyprinodontiden (*Palaeolebias*). Letztere sind wiederum geringfügig häufiger als die ausschließlich limnischen Umbriden (*Mikroumbra*).

Während *Mikroumbra* ein ziemlich sicherer Hinweis für limnische Fazies ist, kann anhand der euryhalinen *Dapalis*-Arten nicht zwischen limnischer und brackischer Fazies unterschieden werden. Die in der USM allgemein verbreiteten *Dapalis*-Arten *D. carinatus* und *D. rhomboidalis* kommen z. B. etwa in gleichen Anteilen sowohl in limnischer wie auch in brackischer Fazies vor. Bei den *Palaeolebias*-Arten, die generell als limnisch-brackisch zu werten sind, wurde eine Spezialisierung in „typisch limnische“ und „typisch brackische“ Arten festgestellt (vgl. Abb. 7). Da in den Marnes bariolées nur die limnischen *Palaeolebias*-Arten vorliegen und die typischen Brackwasser-Arten fehlen, dürfte dies wiederum ein Hinweis auf limnisches Milieu sein.

Die Fisch-Gemeinschaften aus den Marnes bariolées belegen somit sehr wahrscheinlich überwiegend limnische Fazies, was mit der sedimentologischen Analyse und den Befunden aufgrund der Mollusken- und Ostracodenfaunen der Proben übereinstimmt (CARBONNEL et al. 1985; KISSLING 1974). Darüber hinausgehende Angaben zur Paläoökologie, wie z. B. Wassertiefe und Wassertemperatur der Lebensräume sind anhand dieser Fisch-Gemeinschaften nur bedingt möglich, da es

Molasse der Schweiz und Haute-Savoie Fischfauna der Unteren Süßwassermolasse Formationen	mittelländische Molasse				subalpine Molasse			sonstige Molasse- Schichten
	Marnes bariolées	Calcaires et Dolomies	Grès et Marnes gris à gypse	Obere Bunte Mergel	Untere Cyrenen-Schichten	Molasse à charbon	Formation du Gignoz	elsässische Molasse USM ohne genauere Angabe: vermutlich Calcaires et Dolomies
<i>Mikroumbra acutirostris</i> (WEILER)				2			2	
<i>Mikroumbra longirostrata</i> n. sp.	2							
<i>Mikroumbra ringeadei</i> (STEURBAUT)	1	20						
<i>Mikroumbra</i> aff. <i>ringeadei</i> (STEURBAUT)	2							
<i>Prolebias boudryensis</i> n. sp.			7					
<i>Prolebias meyeri</i> (AGASSIZ)			25					
<i>Palaeolebias oviformis</i> n. sp.		13				9		5
<i>Palaeolebias semicircularis</i> n. sp.	cf.	31				6		1
<i>Palaeolebias?</i> <i>subtrigonus</i> (STINTON & KISSLING)			85					
<i>Palaeolebias triangularis</i> n. sp.			39					
<i>Palaeolebias weidmanni</i> n. sp.	6	18	8			32	3	10
<i>Atherina bergeri</i> n. sp.		6	1				1	
<i>Atherina dentifera</i> (STINTON & KISSLING)			16					
<i>Atherinidarum priscus</i> n. sp.					1			
<i>Dapalis angustus</i> n. sp.	2				2			
<i>Dapalis carinatus</i> STINTON & KISSLING	2	15	15			1		1
<i>Dapalis rhomboidalis</i> STINTON & KISSLING	3	32	80			52		
<i>Dapalis</i> aff. <i>carinatus</i> STINTON & KISSLING	1							
<i>Dapalis</i> aff. <i>rhomboidalis</i> STINTON & KISSLING	1							
<i>Morone aequalis</i> (KOKEN)			2	3				
<i>Chelon gibbosus</i> n. sp.			5					
<i>Eleotridarum sectus</i> (STINTON & KISSLING)		7	12			2		
<i>Eleotridarum</i> aff. <i>sectus</i> (STINTON & KISSLING)			3					

Tab. 1. Vorkommen und Häufigkeit der durch Otolithen nachgewiesenen Fischarten in der Unteren Süßwassermolasse der West-Schweiz und Haute-Savoie.
n = Anzahl der Otolithen.

sich bei allen Arten um Vertreter fossiler Gattungen handelt. Es können daher nur die vermutlich am nächsten verwandten rezenten Gattungen für eine ökologische Aussage herangezogen werden.

Nahe verwandt mit *Dapalis* ist nach GAUDANT (1987) und NOLF (1985) die rezent in küstennahen Gewässern und Ästuaren des Indischen Ozeans verbreitete Gattung *Chanda*. Für *Palaeolebias* liegt keine vergleichbare rezente Gattung vor, so daß nur allgemein die Verbreitung und Ökologie der Cyprinodontiden betrachtet werden können. Diese Fische sind überwiegend in tropischen und subtropischen Regionen verbreitet und besiedeln dort flache, zumeist wärmere Binnen-Gewässer (u. a. Südeuropa, Asien, Afrika). Die mit *Mikroumbra* vermutlich verwandte rezente Gattung *Umbra* ist aus Flüssen und Altwässern in Osteuropa und Nordamerika bekannt, somit eher aus gemäßigten Regionen (BERG 1958).

ÖKOLOGIE	INTERNATIONALE MARINE STUFEN	CHATT				AQUITAN	
	SÄUGER-ZONEN (MP/MN)	MP27	MP28	MP29	MP30	MN1	MN2
LIMNISCH	(2) [1] <i>Mikroumbra longirostrata</i>						
	(2) [2] <i>Mikroumbra</i> aff. <i>ringeadei</i>						
	(27) [9] <i>Palaeolebias oviformis</i>						
	(39) [12] <i>Palaeolebias semicircularis</i>						
	(21) [5] <i>Mikroumbra ringeadei</i>						
	(77) [17] <i>Palaeolebias weidmanni</i>						
	(8) [4] <i>Atherina bergeri</i>						
	(4) [3] <i>Mikroumbra acutirostris</i>						
EURY-HALIN	(34) [8] <i>Dapalis carinatus</i>						
	(167) [22] <i>Dapalis rhomboidalis</i>						
	(21) [8] <i>Eleotridarum sectus</i>		- ? -				
BRACKISCH	(39) [4] <i>Palaeolebias triangularis</i>						
	(5) [2] <i>Chelon gibbosus</i>						
	(85) [5] <i>Palaeolebias?</i> <i>subtrigonus</i>						
	(16) [3] <i>Atherina dentifera</i>						
	(7) [1] <i>Prolebias boudryensis</i>						
	(25) [1] <i>Prolebias meyeri</i>						
	(5) [2] <i>Morone aequalis</i>						

Abb. 7. Ökologie und stratigraphische Verbreitung der wichtigsten Arten aus der Unteren Süßwassermolasse der West-Schweiz und Haute-Savoie.
(n) = Anzahl der zur Verfügung stehenden Otolithen.
[n] = Anzahl der Proben, in denen die jeweilige Art gefunden wurde.
durchgezogene Linie = gesichertes Vorkommen der Art in der Schweiz und der Haute-Savoie.
unterbrochene Linie mit Fragezeichen = Vorkommen der Art nicht ganz gesichert.

Nach diesen Daten kann man annehmen, daß die Fischfauna der Marnes bariolées in flachen und verhältnismäßig warmen Binnen-Gewässern einer gemäßigten bis subtropischen Region verbreitet war. Aufgrund der speziell an die Fazies der Marnes bariolées angepaßten Arten und der allgemeinen Individuenarmut sind für die Entwicklung einer reicheren Fischfauna wahrscheinlich ungünstige paläoökologische Bedingungen anzunehmen.

Calcaires et Dolomies (Ober-Oligozän)

Die Fisch-Gemeinschaft der Calcaires et Dolomies umfaßt 8 Arten und ist gegenüber den Marnes bariolées als individuenreich zu bezeichnen (vgl. Tab. 1). Keine der Arten ist auf die Formation Calcaires et Dolomies begrenzt.

Es dominieren die *Palaeolebias*-Arten, unter diesen *P. semicircularis*, gefolgt von *P. weidmanni* und dem immer noch häufigen *P. oviformis*. Daran schließen sich die gleichfalls individuenreichen *Dapalis*-Arten an, wobei *D. rhomboidalis* etwa doppelt so oft gefunden wurde wie *D. carinatus*. Während *Mikroumbra ringeadei* noch

ziemlich häufig ist, wurden *Atherina bergeri* und *Eleotridarum sectus* verhältnismäßig selten angetroffen.

Gegenüber den Marnes bariolées hat sich die Fisch-Gemeinschaft in den Calcaires et Dolomies deutlich verändert. 5 Arten (*M. ringeadei*, *P. semicircularis*, *P. weidmanni*, *D. carinatus*, *D. rhomboidalis*) sind beiden Formationen gemeinsam. 5 weitere in den Marnes bariolées gefundene Spezies (*M. longirostrata*, *M. aff. ringeadei*, *D. angustus*, *D. aff. carinatus*, *D. aff. rhomboidalis*) kommen in den Calcaires et Dolomies nicht mehr vor. Außerdem sind 3 Arten in den Calcaires et Dolomies neu hinzugekommen, darunter mit *E. sectus* und *A. bergeri* Vertreter der aus den Marnes bariolées nicht bekannten Eleotriden und Atheriniden.

In den Calcaires et Dolomies liegen einerseits die limnischen *Mikroumbra*-Arten und ausschließlich zu den typisch limnischen Taxa zählende *Palaeolebias*-Arten vor. Andererseits sind die bereits aus den Marnes bariolées bekannten euryhalinen *Dapalis carinatus* und *D. rhomboidalis* sehr häufig. Die Vertreter der rezent in mariner, brackischer und limnischer Fazies verbreiteten Eleotridae und Atherinidae müssen zunächst als euryhaline Arten bewertet werden. Während sich für *E. sectus* dieser Verdacht durch die vorliegende Untersuchung bestätigte (die Art kommt sowohl in brackischer wie auch in limnischer Fazies vor), wurde *A. bergeri* bislang nur in limnischer Fazies angetroffen und wird daher als eine Süßwasser-Art betrachtet.

Insgesamt zeigt es sich, daß in den Calcaires et Dolomies vermutlich überwiegend limnisches Milieu herrschte, wie es auch die sedimentologischen Analysen und die Mollusken- und Ostracodenfaunen andeuten (CARBONNEL et al. 1985; KISSLING 1974; REGGIANI 1989). Eine zuweilen schwach brackische Fazies läßt sich für die Proben, in denen nur euryhaline Arten vorliegen und in denen die limnischen *Palaeolebias*- oder *Mikroumbra*-Arten fehlen, jedoch nicht ausschließen.

Zur Paläoökologie läßt sich feststellen, daß die sich in den Marnes bariolées abzeichnenden Hinweise auf eine warme bis subtropische Region durch die Anwesenheit der Atheriniden-Art und insbesondere der Eleotriden-Art bestätigt werden. Die rezenten Eleotriden besiedeln überwiegend tropische und subtropische Meeresküsten; die Atheriniden sind im küstennahen Flachwasser tropischer bis gemäßigter Gebiete verbreitet (NELSON 1976).

Grès et Marnes gris à gypse (Ober-Oligozän bis Unter-Miozän)

In der Formation Grès et Marnes gris à gypse wurde mit 13 Spezies die arten- und auch individuenreichste Fisch-Gemeinschaft der USM gefunden. Wie zuvor in den Calcaires et Dolomies herrschen *Palaeolebias*-Arten vor. Dann folgen in immer noch großer Anzahl die *Dapalis*-Arten, wobei *D. rhomboidalis* gegenüber *D. carinatus* etwa 5mal häufiger ist. Nur mäßig häufig sind *Prolebias*, *Atherina* und die Eleotriden. Als seltene Arten sind *Morone aequalis* und *Chelon gibbosus* zu nennen. Auf die Formation begrenzt sind beide *Prolebias*-Arten (*P. boudryensis*, *P. meyeri*), zwei der *Palaeolebias*-Arten (*P. triangularis*, *P. ? subtrigonus*), *Atherina dentifera* und *Eleotridarum aff. sectus* sowie *Chelon gibbosus*.

Gegenüber den Calcaires et Dolomies hat sich wieder ein deutlicher Faunenwechsel vollzogen. 5 Arten sind beiden Formationen gemeinsam (*A. bergeri*, *E. sectus*, *P. weidmanni*, *D. carinatus* und *D. rhomboidalis*), von diesen kamen die 3 zuletzt genannten bereits in den Marnes bariolées vor. Die in den Calcaires et Dolomies noch häufigen Arten *M. ringeadei*, *P. oviformis* und *P. semicircularis* sind in

den Grès et Marnes gris à gypse verschwunden. Die als typisch limnisch gewerteten *P. oviformis* und *P. semicircularis* werden in den Grès et Marnes gris à gypse offensichtlich durch die brackischen Arten *P.?* *subtrigonus* und *P. triangularis* ersetzt. Außerdem kommen gegenüber den Calcaires et Dolomies 6 weitere Spezies neu hinzu, darunter erstmals Arten der Gattungen *Prolebias*, *Morone* und *Chelon* sowie *Atherina dentifera* und Eleotridarum aff. *sectus*.

Bei *A. dentifera*, den *Prolebias*-Arten, E. aff. *sectus*, *P.?* *subtrigonus* und *P. triangularis* handelt es sich offensichtlich um Brackwasser-Arten, *Morone* und *Chelon* sind als marin-euryhaline Arten zu werten. Damit liegen in den Grès et Marnes gris à gypse 6 spezifische Brackwasser-Arten, 2 marin-euryhaline und 2 limnische Arten (*A. bergeri*, *P. weidmanni*) vor. Die übrigen (*D. carinatus*, *D. rhomboidalis*, E. *sectus*) sind als brackisch-limnisch-euryhaline Spezies zu werten. Daraus ist ersichtlich, daß in der Formation Grès et Marnes gris à gypse – im Gegensatz zu den Marnes bariolées und den Calcaires et Dolomies – brackische Fazies vorherrschte und limnische Fazies nur noch eine untergeordnete Rolle spielte. Dies erklärt auch den sehr deutlichen Faunenwechsel gegenüber den Calcaires et Dolomies. Auch die sedimentologischen Analysen und die Mollusken- und Ostracodenfaunen belegen weitgehend übereinstimmend mit den Fisch-Gemeinschaften das überwiegend brackische Milieu (ANGELILLO 1987; CARBONNEL et al. 1985; KISSLING 1974; REGGIANI 1989).

Die in den Grès et Marnes gris à gypse erstmals vorhandenen Gattungen *Morone* und *Chelon* sind rezent an den Küsten tropischer und gemäßigter Meere verbreitet. Die *Prolebias*-Arten könnten – wie die Cyprinodontiden allgemein – auf flache und etwas wärmere Gewässer hinweisen. Insgesamt läßt sich hinsichtlich Wassertiefe und Klima keine wesentliche Veränderung gegenüber den Calcaires et Dolomies feststellen.

BERGER (1990) postuliert aufgrund der Evolution der Floren und aufgrund von Isotopen-Untersuchungen einen Klimawechsel im obersten Oligozän (MP 29, MP 30) und im Grenzbereich Oligozän–Miozän: nach einem warmen und niederschlagsreichen Klima während des Oligozäns folgte im obersten Oligozän eine Zeitspanne mit niedrigeren Temperaturen verbunden mit einer Abnahme der Humidität. Bereits im tiefsten Unter-Miozän (MN 1) ist wieder ein warmes, jedoch immer noch niederschlagsarmes Klima zu verzeichnen (vgl. BERGER 1990: Fig. 9).

Aufgrund der bis jetzt bekannten Fischfauna aus der – den fraglichen Zeitraum umfassenden – Formation Grès et Marnes gris à gypse können solch differenzierte Aussagen noch nicht getroffen werden. Einige Arten erlöschen zwar an der Grenze MP 29–MP 30, einige sind auf die Säuger-Zone MP 30 beschränkt und wieder andere wurden in der West-Schweiz und Haute-Savoie nur in der Säuger-Zone MN 1 gefunden (vgl. Abb. 7). Es handelt sich jedoch nicht um Arten, die eindeutig ein kühles oder ein warmes Klima anzeigen. Teilweise sind es Arten fossiler Gattungen, teilweise gehören die Arten zu Gattungen oder Familien, die sowohl in kühl-humiden wie auch in warm-humiden Klimabereichen verbreitet sind. Auch finden gerade in dem fraglichen Zeitbereich MP 29/MP 30 Salinitäts-Änderungen statt, die die Verbreitung der Fische nachhaltig beeinflussen.

So läßt sich feststellen, daß die Fischfauna aus der Formation Grès et Marnes gris à gypse zwar deutliche Unterschiede gegenüber der stratigraphisch zumeist etwas älteren Fauna aus den Calcaires et Dolomies aufweist. Jedoch sind diese Änderungen sehr wahrscheinlich auf die in den Grès et Marnes gris à gypse herrschenden bracki-

schen Verhältnisse zurückzuführen. Es ist zwar nicht auszuschließen, daß auch ein Klimawechsel zu der Faunen-Änderung beitrug; nachweisen läßt sich dies an den Fisch-Gemeinschaften zur Zeit noch nicht. So gelten z. B. Arten der Familie Umbridae als Anzeiger für ein etwas kühleres Klima und sollten daher – wenn man eine Abkühlung im obersten Oligozän annimmt – in den Grès et Marnes gris à gypse vertreten sein. Gerade diese, in den Calcaires et Dolomies noch verhältnismäßig häufigen Fische, fehlen jedoch in den Grès et Marnes gris à gypse. Ihre Abwesenheit ist allerdings ziemlich sicher auf die brackische Fazies in den Grès et Marnes gris à gypse zurückzuführen, da Umbriden ausschließliche Süßwasser-Fische sind.

Das Beispiel der Umbriden zeigt, daß die Entwicklung der brackisch-limnischen Fisch-Gemeinschaften durch fazielle Änderungen, insbesondere durch Salinitäts-Änderungen, stark geprägt wird. Inwiefern die Entwicklung dieser Fisch-Gemeinschaften auch durch klimatische oder evolutive Ereignisse beeinflusst worden ist, kann anhand des bis jetzt gefundenen Otolithen-Materials noch nicht festgestellt werden.

Obere Bunte Mergel (Unter-Miozän)

Aus der Formation Obere Bunte Mergel und dieser entsprechenden Schichten lagen nur 3 Proben mit bestimmbarer Otolithen vor. Die individuen- und artenarme Fauna setzt sich aus *Morone aequalis* und *Mikroumbra acutirostris* zusammen. Während *M. acutirostris* in der mittelländischen Molasse nur in der Formation Obere Bunte Mergel vorkommt, ist *Morone aequalis* außerdem in den Grès et Marnes gris à gypse gefunden worden.

Es liegt nur sehr wenig Otolithen-Material aus der Formation Marnes bariolées vor, so daß definitive Aussagen zur Paläoökologie noch nicht möglich sind. Die folgenden Ausführungen besitzen daher vorläufigen Charakter, weitere Otolithen-Aufsammlungen aus dieser Formation wären wünschenswert.

Die individuen- und artenarme Fischfauna deutet einen Faunenschnitt an der Grenze der Formationen Grès et Marnes gris à gypse und Obere Bunte Mergel an. Anscheinend hatten sich die Lebensbedingungen für die Fische stark verschlechtert, wobei insbesondere das Erlöschen der anpassungsfähigen Cyprinodontiden und der zuvor reichlich vorhandenen *Dapalis*-Arten auffällt.

Es ist bemerkenswert, daß dieser – vermutete – Faunenschnitt stratigraphisch nur wenig oberhalb der für das basale Unter-Miozän postulierten Klima-Änderung (BERGER 1990) liegt. BERGER stellt aufgrund der Evolution der Floren im tiefsten Unter-Miozän einen Anstieg der Temperaturen bei anhaltender Niederschlagsarmut fest. Solch eine Erwärmung bei gleichzeitiger Trockenheit könnte in den Binnen-Gewässern zu einem Anstieg der Wassertemperatur und nachfolgendem Sauerstoffmangel geführt haben, somit zu einem für die Fischfauna lebensfeindlichen Milieu. In diesem Zusammenhang sei – trotz der geringen Probendichte – darauf hingewiesen, daß gerade die typischen Binnensee-Fische, die Cyprinodontiden, in den Oberen Bunten Mergeln noch nicht gefunden worden sind. Die vorliegenden *Mikroumbra*- und *Morone*-Arten sind nicht als typische Bewohner eines Binnensees zu werten, sie könnten auch aus fluviatiler Fazies stammen.

3.2. Die Fisch-Gemeinschaften der subalpinen Unteren Süßwassermolasse

Untere Cyrenen-Schichten (Mittel-Oligozän)

Aus den Unteren Cyrenen-Schichten standen nur 2 Otolithen-führende Proben zur Verfügung. In diesen wurden 2 Arten gefunden, *Dapalis angustus* und *Atherinidarium priscus*. Während *A. priscus* nur in der Formation der Unteren Cyrenen-Schichten angetroffen wurde, kommt *D. angustus* außerdem in den Marnes bariolées vor.

Für die erwähnten Proben wird aufgrund der Mollusken- und Ostracodenfaunen limnische Fazies angegeben. Die Fische erlauben keine eindeutige Aussage hinsichtlich limnischer oder brackischer Fazies, da es sich um fossile Gattungen handelt und sowohl limnische als auch brackische und marine Arten zu den jeweiligen Familien gehören.

Die Arten- und Individuenarmut der Fisch-Gemeinschaft aus den Unteren Cyrenen-Schichten läßt keine Aussagen zur Paläoökologie zu.

Molasse à charbon (Ober-Oligozän bis Unter-Miozän)

Die quantitativ verhältnismäßig reiche Fisch-Gemeinschaft der Molasse à charbon umfaßt 6 Arten, die alle bereits aus der mittelländischen Molasse bekannt sind. Es sind fast ausschließlich Vertreter von *Dapalis* und *Palaeolebias* zu finden, unter diesen herrschen *D. rhomboidalis* und *P. weidmanni* vor. *P. oviformis* und *P. semicircularis* sind mäßig häufig anzutreffen, selten sind *D. carinatus* und *E. sectus*. Die Arten aus den Unteren Cyrenen-Schichten (*A. priscus* und *D. angustus*) kommen nicht mehr vor.

Die Fisch-Gemeinschaft der Molasse à charbon stimmt mit der Fischfauna der Calcaires et Dolomies nahezu vollständig überein. Die beiden limnischen Spezies *P. oviformis* und *P. semicircularis* wurden ausschließlich in diesen beiden Formationen gefunden, wenn man von dem etwas untypischen Exemplar *P. cf. semicircularis* in den Marnes bariolées absieht. Der gleichfalls limnische *P. weidmanni* ist in den Calcaires et Dolomies und in der Molasse à charbon am häufigsten. Gegenüber den Calcaires et Dolomies fehlen in der Molasse à charbon jedoch *M. ringeadei* und *A. bergeri*. Da diese Arten jedoch allgemein selten bzw. nur lokal zu finden sind, kann es nicht ausgeschlossen werden, daß sie im Rahmen weiterer Untersuchungen in der Molasse à charbon noch gefunden werden können.

Die klimatischen und ökologischen Verhältnisse dürften nach der übereinstimmenden Fischfauna den Bedingungen während der Ablagerung der Calcaires et Dolomies entsprechen (siehe dort). Die vorherrschende limnische Fazies kann sowohl durch die Fisch-, die Mollusken- und Ostracodenfaunen wie auch durch die sedimentologische Analyse (FASEL 1986) belegt werden.

Formation du G rignoz (Ober-Oligoz n bis Unter-Mioz n)

Aus der Formation du G rignoz liegt nur eine Otolithen-f hrende Probe vor. Diese lieferte insgesamt 3 Arten, *Palaeolebias weidmanni*, *Atherina bergeri* und *Mikroumbra acutirostris*.

Soweit aus dieser einzigen Probe ersichtlich, hat sich gegen ber der Molasse   charbon die Fischfauna wieder ver ndert. Die zuvor so h ufigen *Dapalis*-Arten und der – allerdings bereits in der Molasse   charbon seltene – *E. sectus* sind anschei-

nend verschwunden, die Gattung *Palaeolebias* ist nur noch durch *P. weidmanni* vertreten. Gegenüber der Molasse à charbon neu hinzugekommen sind *M. acutirostris* und *A. bergeri*. *M. acutirostris* ist bereits in den Oberen Bunten Mergeln und *A. bergeri* außerdem in den Calcaires et Dolomies und den Grès et Marnes gris à gypse gefunden worden.

Wie bereits die Mollusken- und Ostracodenfauna (FASEL 1986) belegen auch die Fische eindeutig limnische Fazies für die Probe aus der Formation du Gèrignoz. Weitergehende Aussagen zur Paläoökologie sind aufgrund dieser armen Fischfauna nicht möglich.

Auf den vergleichbaren Faunenschnitt zwischen den mittelländischen Formationen Grès et Marnes gris à gypse und Oberen Bunten Mergeln einerseits und zwischen den subalpinen Formationen Molasse à charbon und Formation du Gèrignoz andererseits soll hier nur hingewiesen werden. Sowohl in den (mittelländischen) Oberen Bunten Mergeln wie auch in der (subalpinen) Formation du Gèrignoz sind die in den älteren Formationen weit verbreiteten *Dapalis*- und *Palaeolebias*-Arten völlig (*Dapalis*) bzw. weitgehend (*Palaeolebias*) erloschen, während mit *Mikro-umbra acutirostris* jeweils ein neuer Vertreter der Umbridae anzutreffen ist.

3.3. Vergleich der Fisch-Gemeinschaften der mittelländischen und der subalpinen Unteren Süßwassermolasse

Wie aus Abb. 3 ersichtlich, können die Formationen der mittelländischen und der subalpinen USM mit Hilfe der Litho- und Biostratigraphie miteinander korreliert und in eine stratigraphische Abfolge gebracht werden. Schwierigkeiten bereiten hierbei die komplizierten Faziesverzahnungen.

Inwiefern die Fisch-Gemeinschaften eine stratigraphische Aussagefähigkeit besitzen (vgl. Abb. 7), kann noch nicht entschieden werden, da mit Faziesabhängigkeiten gerechnet werden muß und allgemein immer noch zu wenig Informationen über die Entwicklung der brackisch-limnischen Fische in der USM vorliegen. Jedoch kann ein erster Versuch hinsichtlich der Korrelierung mittelländischer und subalpiner USM anhand der Fisch-Gemeinschaften unternommen werden.

Marnes bariolées (mittelländische Molasse) – Untere Cyrenen-Schichten (subalpine Molasse)

Aus den subalpinen Formationen, die den Marnes bariolées entsprechen dürften (vgl. Abb. 3), liegt nur aus den Unteren Cyrenen-Schichten eine Otolithen-führende Probe vor. Diese Probe wird aufgrund von Säugerfunden in das Mittel-Oligozän (MP 22) eingestuft (WEIDMANN 1982).

Nur 2 der Otolithen-führenden Proben aus den Marnes bariolées besitzen ein entsprechendes Alter (MP 22). Es soll nur die Fisch-Gemeinschaft jener Proben mit der Fischfauna der Unteren Cyrenen-Schichten verglichen werden.

Sowohl in der Fisch-Gemeinschaft aus dem tieferen Bereich der Formation Marnes bariolées wie auch in der Fisch-Gemeinschaft aus den Unteren Cyrenen-Schichten wurde *Dapalis angustus* gefunden. *Atherinidarum priscus* kommt dagegen nur in den Unteren Cyrenen-Schichten vor. Soweit eine Aussage aufgrund dieser Faunen überhaupt möglich ist, kann man zumindest feststellen, daß die Befunde einer Korrelierung des entsprechenden Niveaus der Marnes bariolées mit den Unteren Cyrenen-Schichten nicht widersprechen.

Calcaires et Dolomies (mittelländische Molasse) – Molasse à charbon (subalpine Molasse)

Auch die Calcaires et Dolomies werden litho- und biostratigraphisch mit verschiedenen subalpinen Formationen korreliert (Abb. 3). Aus diesen stand nur aus der Molasse à charbon eine verhältnismäßig reiche Fischfauna zur Verfügung, die der Gemeinschaft aus den Calcaires et Dolomies sehr gut entspricht (vgl. Tab. 1 und Kap. 3.2.). Die limnischen *Palaeolebias*-Arten *P. oviformis* und *P. semicircularis* sind ausschließlich in den Calcaires et Dolomies bzw. in der Molasse à charbon anzutreffen. Aufgrund der Fisch-Gemeinschaften kann somit die mittelländische Formation Calcaires et Dolomies gut mit der subalpinen Formation Molasse à charbon korreliert werden, was mit den Ergebnissen bereits erfolgter Untersuchungen mit Hilfe anderer Methoden übereinstimmt (FASEL 1986: 116–118; KISSLING 1974: 51).

Grès et Marnes gris à gypse (mittelländische Molasse) – Molasse à charbon/Fm. du Gérignoz (subalpine Molasse)

Die mittelländische Formation Grès et Marnes gris à gypse wird allgemein sowohl mit der Formation du Gérignoz wie auch mit der Molasse à charbon parallelisiert (Abb. 3). Die relativ reiche Fisch-Gemeinschaft in den Grès et Marnes gris à gypse besitzt jedoch einen stark faziesabhängigen Charakter; die Fauna umfaßt überwiegend auf die Formation Grès et Marnes gris à gypse begrenzte Arten. Dennoch sind immerhin 4 Arten (*P. weidmanni*, *D. carinatus*, *D. rhomboidalis*, *E. sectus*) sowohl in den Grès et Marnes gris à gypse wie auch in der Molasse à charbon anzutreffen. Dagegen sind den Grès et Marnes gris à gypse und der Formation du Gérignoz nur 2 Arten gemeinsam (*P. weidmanni*, *A. bergeri*).

Die jeweiligen Fischfaunen zeigen somit eher Unterschiede zwischen der mittelländischen Formation Grès et Marnes gris à gypse und den subalpinen Formationen Molasse à charbon und Formation du Gérignoz an. Man muß aber berücksichtigen, daß insbesondere aus der Formation du Gérignoz nur eine spärliche Fauna vorliegt. So kann vorerst mit Hilfe der Fisch-Gemeinschaften keine eindeutige Aussage hinsichtlich einer möglichen Parallelisierung der Grès et Marnes gris à gypse mit der Molasse à charbon oder/und der Formation du Gérignoz getroffen werden. Zur Klärung dieser Frage könnten zukünftige Otolithen-Funde, insbesondere aus den subalpinen Formationen, beitragen.

3.4. Überregionale Beziehungen

Die bisherigen Kenntnisse über die limnisch-brackischen, oberoligo-/untermiozänen Fischfaunen der Schweiz konnten durch die hier erfolgte Bearbeitung der Otolithen erweitert werden. Alle Arten, die bereits durch STINTON & KISSLING (1968) aus der Unteren Süßwassermolasse bei Boudry (Grenzbereich Chatt/Aquitain) dokumentiert waren, wurden in stratigraphisch und geographisch vergleichbaren Proben wiedergefunden. Aus der USM ist außerdem eine Fischfauna aus den oberoligozänen Ebnater Schichten der Ost-Schweiz beschrieben worden (STINTON & FREI 1979; zur stratigraphischen Einstufung vgl. ENGESSER 1990). Diese Fauna setzt sich nach STINTON & FREI (1979) aus *Dapalis rectangularis* n. sp., *Gobius sectus* STINTON & KISSLING und *Gobius irregularis* n. sp. zusammen. Bei „*Dapalis rectangularis*“ handelt es sich jedoch um den in der Molasse der West-Schweiz und Haute-Savoie allgemein weit verbreiteten *Dapalis rhomboidalis*. „*Gobius irregu-*

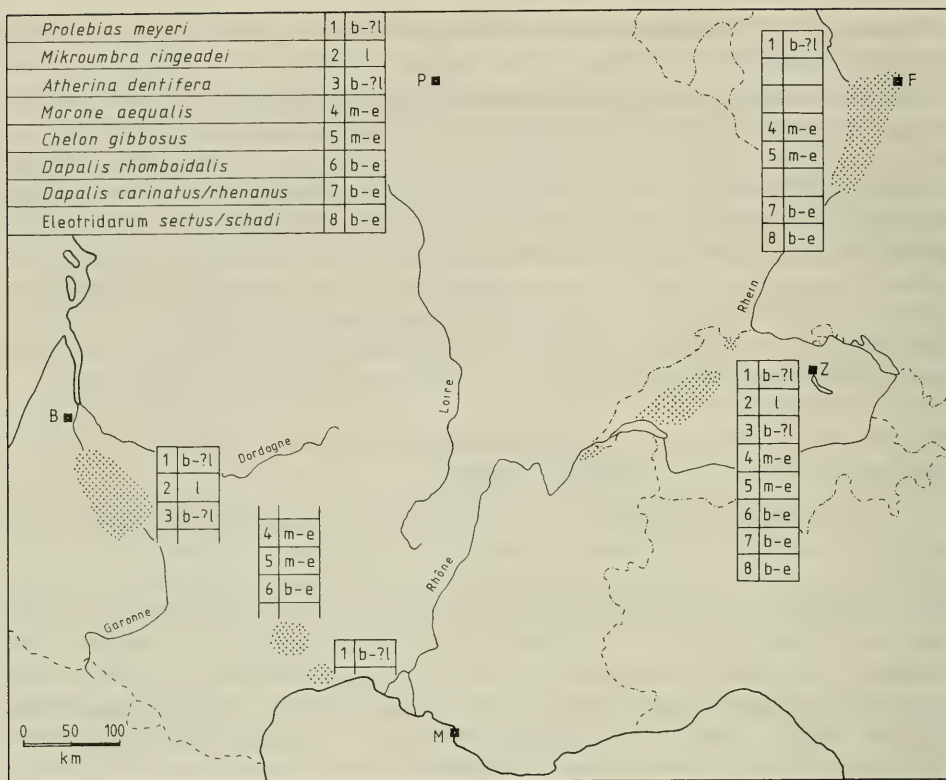


Abb. 8. Verbreitung (schematisiert) der marin-euryhalinen, brackischen und limnischen Fisch-Gemeinschaften (punktiert) im Ober-Oligozän (oberes Chatt) und Unter-Miozän (Aquitän) in Südwest-Frankreich (Aquitaine), Süd-Frankreich, West-Schweiz/Haute-Savoie und im Mainzer Becken/Oberrheingraben. In der Artenliste (Nr. 1–8) sind nur die Arten aufgeführt, deren Verbreitung nicht auf ein Becken begrenzt ist.

B = Bordeaux, P = Paris, M = Marseille, F = Frankfurt am Main, Z = Zürich.
 b-?l = brackische Art, vermutlich auch in limnischer Fazies lebensfähig.
 l = limnische Art.
 m-e = marin-euryhaline Art.
 b-e = brackisch-euryhaline Art.

laris“, von dem nur der korrodierte und beschädigte Holotypus vorliegt, ist sehr wahrscheinlich zu *Eleotridarum sectus* zu stellen. Gleichfalls zu *E. sectus* gehört die in der Arbeit von STINTON & FREI (1979) als *Gobius sectus* benannte Art. Damit sind alle Elemente dieser oberoligozänen Fauna der Ost-Schweiz auch aus den gleich-altrigen Schichten der West-Schweiz und Haute-Savoie bekannt.

Abschließend werden nun die überregionalen Beziehungen der Fisch-Gemeinschaften aus der Unteren Süßwassermolasse der West-Schweiz und Haute-Savoie betrachtet. Die Fischfauna der Oberen Süßwassermolasse soll an anderer Stelle diskutiert werden (REICHENBACHER, in Vorb.).

Stratigraphisch und faziell vergleichbare, limnisch-brackische Fischfaunen liegen aus Südwest-Frankreich (Aquitaine-Becken), aus dem Mainzer Becken im weiteren Sinne sowie dem Oberrheingraben vor. Aus Süd-Frankreich (Hérault) ist aus dem Unter-Miozän eine marin-brackische Fauna bekannt (NOLF & CAPPETTA 1980).

Aquitaine-Becken

Aus kontinentalen Ablagerungen des Aquitaine-Beckens sind bisher nur aus dem Unter-Miozän (Aquitän) Otolithen dokumentiert worden (STEURBAUT 1978, 1980, 1984). STEURBAUT (1978, 1980) beschreibt folgende Arten:

Prolebias praecursor WEILER 1929

„genus Umbridarum“ *ringeadei* STEURBAUT 1978

„genus Cyprinodontoideorum“ *obesus* STEURBAUT 1978

„genus Cyprinodontidarum“ *angulosus* STEURBAUT 1978

„genus Cyprinodontoideorum“ *labretensis* STEURBAUT 1978

Umbra sp.

„genus Cyprinodontidarum“ *feistae* STEURBAUT 1980

2 Zonen wurden für das Aquitaine-Becken aufgrund der Fisch-Gemeinschaften erkannt (STEURBAUT 1980). Die erste erfaßt das untere und mittlere Aquitan und beinhaltet ausschließlich *Prolebias praecursor*, die zweite entspricht dem höheren Aquitan und wird durch „genus Cyprinodontidarum“ *angulosus* charakterisiert. Zu dieser Zone gehören auch die 5 übrigen, von STEURBAUT (1978, 1980) beschriebenen Taxa.

Die aus dem Aquitaine-Becken beschriebene Fauna wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit ein wenig revidiert. So muß *Prolebias praecursor* WEILER allgemein mit *Prolebias meyeri* (AGASSIZ) synonymisiert werden (siehe Kap. 2). Bei „genus Umbridarum“ *ringeadei* STEURBAUT handelt es sich um eine typische *Mikroumbra*, die Art muß daher nun *Mikroumbra ringeadei* (STEURBAUT) nov. comb. heißen. Schließlich ist „genus Cyprinodontoideorum“ *obesus* STEURBAUT mit *Atherina dentifera* (STINTON & KISSLING) nov. comb. zu synonymisieren.

Von den aus Südwest-Frankreich bekannten Arten sind somit 3 Spezies (*P. meyeri*, *M. ringeadei*, *A. dentifera*) auch in der USM der West-Schweiz und Haute-Savoie gefunden worden (vgl. Abb. 8).

P. meyeri kommt in der West-Schweiz genau wie in Südwest-Frankreich nur im unteren Aquitan (= Zone 1 nach STEURBAUT 1980) vor.

M. ringeadei ist in der West-Schweiz bislang nur im oberen Chatt gefunden worden (vgl. Abb. 7), in Südwest-Frankreich dagegen nur im höheren Aquitan. Ihre stratigraphische Reichweite scheint demnach sowohl das obere Chatt wie auch das Aquitan zu erfassen und sich nicht nur auf die Zone 2 (STEURBAUT 1980) zu beschränken.

A. dentifera wurde in der West-Schweiz sowohl im obersten Chatt wie auch im tieferen Aquitan gefunden, in Südwest-Frankreich dagegen nur im höheren Aquitan. Auch für diese Art geht die stratigraphische Reichweite somit über die Zone 2 (STEURBAUT 1980) ein wenig heraus.

Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß STEURBAUT (1980) als charakteristische Art seiner Zone 2 „genus Cyprinodontidarum“ *angulosus* bezeichnet und daß diese Art in den etwas älteren Schichten der USM der West-Schweiz und Haute-Savoie nicht gefunden wurde. Es handelt sich bei „genus Cyprinodontidarum“ *angulosus* offensichtlich tatsächlich um eine Art, die erst im höheren Aquitan, somit der Zone 2 nach STEURBAUT (1980), anzutreffen ist.

Die Aquitaine-Fauna stammt – mit Ausnahme von *P. meyeri* – aus dem höheren Aquitan. Die Fauna der West-Schweiz und Haute-Savoie dagegen fast ausschließlich aus dem oberen Chatt und dem tieferen Aquitan. Dennoch kommen einige Arten in beiden Regionen vor: *M. ringeadei*, *A. dentifera* und *P. meyeri*. Auch sind die Cy-

prinodontiden in den jeweiligen Gemeinschaften die dominierenden Elemente. In der Population des Aquitaine-Beckens fällt allerdings auf, daß die in der West-Schweiz und Haute-Savoie weit verbreiteten und häufigen *Dapalis*-Arten und Eleotriden fehlen.

Die Faunen des Aquitaine-Beckens und der West-Schweiz und Haute-Savoie zeigen somit Gemeinsamkeiten, aber auch Unterschiede. Die in beiden Regionen nachgewiesenen limnischen und limnisch-brackischen Arten lassen vermuten, daß die Gebiete in irgendeiner Weise miteinander in Verbindung standen (vgl. Abb. 9), möglicherweise durch weitverzweigte Flußsysteme, wobei die Ausbreitung der Arten wahrscheinlich durch Wasservögel etc. begünstigt wurde. Die Differenzen zwischen den Faunen dürften wohl in erster Linie durch das etwas unterschiedliche stratigraphische Alter zu erklären sein (Südwest-Frankreich: Fischfauna stammt überwiegend aus dem höheren Aquitan; West-Schweiz und Haute-Savoie: Fischfauna stammt überwiegend aus dem oberen Chatt und tiefen Aquitan). Nicht auszuschließen ist außerdem, daß durch den unterschiedlichen Stand der Bearbeitung etwaige Unterschiede vorgetäuscht sind. Die 7 Arten umfassende, limnisch-brackische Fauna des Aquitaine-Beckens stammt von nur 5 Fundpunkten, die mit 23 Arten weitaus reichere Fauna der USM der West-Schweiz und Haute Savoie dagegen von 37 Lokalitäten.

Mainzer Becken i. w. S. und Oberrheingraben

Aus den limnisch-brackischen, stratigraphisch mit der USM der West-Schweiz und Haute-Savoie vergleichbaren Sedimenten des Mainzer Beckens i. w. S. und des Oberrheingrabens wurde die Fischfauna – überwiegend anhand von Otolithen – durch WEILER (1942, 1963, 1972) beschrieben. Die Otolithen sind fast alle im Naturmuseum Senckenberg in Frankfurt/Main hinterlegt und konnten durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Dr. Malz dort gesichtet und im Bedarfsfall entliehen werden. Die in einigen Fällen revidierten WEILERSchen Bestimmungen ergeben sich aus diesen Überprüfungen.

Cyrenenmergel (unteres Chatt)

Die Ablagerungen des Cyrenenmergels des Mainzer Beckens sind nach TOBIEN (1988: Abb. 239a) in die Säuger-Einheit MP 24 einzustufen. Sie sind daher stratigraphisch nicht direkt mit einer der hier bearbeiteten Formationen vergleichbar. Dennoch soll auf die Fischfauna aus dem Cyrenenmergel kurz eingegangen werden.

WEILER (1963) beschreibt aus dem Cyrenenmergel des Mainzer Beckens eine arten- und individuenarme Fauna mit *Morone?* sp. und 3 neuen Arten:

Otol. (Cyprinodontidarum) *symmetricus* [= *Palaeolebias symmetricus* nov. comb.]

Otol. (inc. sed.) *crassus* [= *Umbridarum crassus* nov. comb.]

Otol. (inc. sed.) *elongatus*.

In der USM der West-Schweiz und Haute-Savoie wurde bislang keine dieser Arten gefunden. Vielleicht weist *Palaeolebias symmetricus* (WEILER) aufgrund der ähnlichen Form und der gleichartigen Ausbildung des Sulcus auf eine verwandtschaftliche Beziehung zu den *Palaeolebias*-Arten aus der USM der West-Schweiz und Haute-Savoie hin. Die sehr ursprüngliche Form von *P. symmetricus* (Kleinheit, schwach entwickeltes Rostrum) gegenüber den anscheinend etwas weiter entwickelten *Palaeolebias*-Arten der West-Schweiz und Haute-Savoie könnte vielleicht einen Hinweis auf die allgemeine Evolution der *Palaeolebias*-Arten geben. Solche

Sagen können jedoch bis zum Auffinden weiterer *Palaeolebias*-Sagitten aus dem Cyrenenmergel nur eine Vermutung bleiben.

„Süßwasserschichten“ (mittleres Chatt)

Aus den zwischen den Cyrenenmergeln und den Cerithien-Schichten eingeschalteten Süßwassermergeln sind bislang keine Otolithen bekannt geworden.

Cerithien-Schichten

Untere Cerithien-Schichten (basales oberes Chatt)

Über die Fischfauna der Unteren Cerithien-Schichten stehen kaum Daten zur Verfügung. Nach WEILER (1963, 1972) sind aus der „Basis der Cerithien-Schichten“ folgende Arten bekannt:

- Otol. (Clupeidarum) *alzeyensis* WEILER 1963
- Notogoneus longiceps* (H. v. MEYER)
- Prolebias praecursor* WEILER 1929 [= *P. meyeri* (AGASSIZ)]
- Prolebias altus* WEILER 1963
- Morone aequalis* (KOKEN)

Die 3 zuletzt genannten Arten kommen auch in den Oberen Cerithien-Schichten vor, die Clupeiden-Art und *Notogoneus* sind anscheinend auf die Unteren Cerithien-Schichten beschränkt.

Die Unteren Cerithien-Schichten besitzen vermutlich ein etwas höheres Alter als die Formationen der USM, in denen Otolithen gefunden wurden (vgl. Abb. 3 und TOBIEN 1988: Abb. 239a) und sind daher stratigraphisch nicht direkt mit diesen vergleichbar. Es soll daher nur kurz festgehalten werden, daß *Prolebias meyeri* und *Morone aequalis* außer in den Unteren Cerithien-Schichten auch in der Formation Grès et Marnes gris à gypse gefunden wurden.

Oberer Cerithien-Schichten (oberes Chatt)

Die Oberen Cerithien-Schichten werden nach TOBIEN (1988: 239a) in die Säuger-Einheit MP 30 und nach MARTINI (1978) in die Nannoplankton-Zone NP 25 eingestuft. MARTINI schließt außerdem eine stratigraphische Einstufung des obersten Teils der Oberen Cerithien-Schichten in das untere Aquitan nicht aus.

Die Fischfauna der Oberen Cerithien-Schichten bietet sich somit aufgrund des übereinstimmenden stratigraphischen Alters für einen Vergleich mit der Fischfauna der Formation Grès et Marnes gris à gypse an.

Aus den Oberen Cerithien-Schichten sind nach WEILER (1963, 1972) folgende Arten sicher nachgewiesen:

- Prolebias altus* WEILER 1963
- Prolebias meyeri* (AGASSIZ)
- Gobius schadi* WEILER 1963 [= *Eleotridarum schadi* nov. comb.]
- Morone aequalis* (KOKEN)
- Morone moguntina* (KOKEN)
- Morone brevis* WEILER 1972
- Mugil* sp. WEILER 1972 [= *Chelon gibbosus* n. sp.]

In den Oberen Cerithien-Schichten sind somit 3 Arten anzutreffen, die auch in der Formation Grès et Marnes gris à gypse nachgewiesen werden konnten: *Prolebias meyeri*, *Morone aequalis* und *Chelon gibbosus* (vgl. Abb. 8). 2 weitere Arten aus den Oberen Cerithien-Schichten, *Prolebias altus* und *Eleotridarum schadi*, könnten auf-

grund der Ähnlichkeit ihrer Sagitten mit *Prolebias boudryensis* bzw. *Eleotridarum sectus* verwandt sein. Die in den Grès et Marnes gris à gypse der West-Schweiz und Haute-Savoie häufigen *Dapalis*-Arten fehlen jedoch in den Oberen Cerithien-Schichten.

Die in beiden Regionen nachgewiesenen Arten sowie die miteinander verwandten Arten könnten Beziehungen zwischen den Ablagerungsräumen der Oberen Cerithien-Schichten und der Grès et Marnes gris à gypse andeuten. Eine vergleichbare Verbindung der Oberen Cerithien-Schichten zur Paratethys vermutet MARTINI (1978, 1981, 1990) aufgrund der Nannoplankton-Gemeinschaften und der „*Mugil*“-Vorkommen.

Eine Verbindung zwischen Oberrheingraben und Schweizer Molassebecken im Ober-Oligozän wird allerdings von verschiedenen Bearbeitern (vgl. MAURER 1983; RIGASSI 1977) aufgrund sedimentologischer und petrographischer Untersuchungen ausgeschlossen. RIGASSI weist aufgrund sedimentpetrographischer Untersuchungen auf eine Beziehung im Ober-Oligozän zwischen Elsaß und Alpenvorland hin, erklärt aber in diesem Zusammenhang, daß in der elsässischen Molasse ausschließlich fluviatile und lakustrische Fazies nachweisbar sind; eine (marine) Verbindung des Schweizer Molassebeckens zum Oberrheingraben, die über das elsässische Gebiet führen mußte, wäre nach RIGASSI nicht möglich.

Leider lag nur eine Otolithen-führende Probe aus der fraglichen elsässischen Molasse vor; diese Probe enthält neben Landschnecken-Resten und Charophyten die brackische Ostracoden-Art *Hemicyprideis helvetica* sowie Foraminiferen-Reste (WEIDMANN, frdl. schriftl. Mitt.)! Die Fischfauna dieser Probe führt nur die euryhaline Art *Dapalis carinatus* und einen juvenilen, unbestimmbaren *Palaeolebias*-Vertreter; diese Fauna kann sowohl limnische wie auch brackische Fazies anzeigen. *D. carinatus* läßt jedenfalls auf eine Verbindung des elsässischen Gebietes zur West-Schweiz und Haute-Savoie schließen. Diese Verbindung könnte jedoch sowohl auf marin-brackischem wie auch auf fluviatilem Weg erfolgt sein.

Dennoch ist ersichtlich, daß die Angaben bezüglich der „*faciès purement fluviatiles et lacustres* (. . .) de la Molasse alsacienne“ (RIGASSI 1977: 36) und vergleichbarer Ablagerungen dieses Gebietes vielleicht noch einmal überprüft werden sollten. Auch muß darauf hingewiesen werden, daß eine möglicherweise nur kurzfristige Meeresverbindung zwischen dem Schweizer Molassebecken via Elsaß in den Oberrheingraben nicht unbedingt entsprechende marine Ablagerungen hinterlassen haben muß. Auch nachfolgende Erosionsvorgänge, wie sie im Oberrheingraben für allerdings etwas jüngere Schichten bewiesen wurden (vgl. SCHAD 1965) sind wohl nicht mit letzter Sicherheit auszuschließen.

In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß zur Zeit der Ablagerung der Grès et Marnes gris à gypse bzw. der Oberen Cerithien-Schichten im Ober-Oligo-/Unter-Miozän allgemein transgressive Tendenzen (HAQ et al. 1987) vorherrschten. Diese könnten durchaus zu einem Austausch oder einer Beeinflussung der brackischen Faunen zwischen Mainzer Becken/Oberrheingraben einerseits und West-Schweiz/Haute-Savoie andererseits geführt haben (vgl. Abb. 9).

Jedoch soll eine solche Verbindung aufgrund der gemeinsamen und verwandten Elemente in den Fisch-Gemeinschaften hier nicht zwingend gefordert werden. Bei den gemeinsamen Arten handelt es sich um marin-euryhaline und brackische Arten, für die nicht ausgeschlossen werden kann, daß ihre Verbreitung auf fluviatilem Weg erfolgte.

Corbicula-Schichten

Die *Corbicula*-Schichten des Mainzer Beckens und Oberrheingrabens werden nach TOBIEN (1988: 239a) in die Säuger-Einheit MN 1 eingestuft. Auch die Fischfauna der *Corbicula*-Schichten bietet sich somit aufgrund des übereinstimmenden stratigraphischen Alters für einen Vergleich mit der Fischfauna der Formation Grès et Marnes gris à gypse an.

Die Fischfauna der *Corbicula*-Schichten weicht von der aus den Unteren und Oberen Cerithien-Schichten nur wenig ab. Ein neues Element ist *Dapalis rhenanus* (KOKEN), während die aus den Oberen Cerithien-Schichten bekannten *E. schadi* (WEILER) und *Chelon gibbosus* n. sp. nicht mehr vorkommen. Die von WEILER (1963) als neue Elemente der *Corbicula*-Schichten dargestellten *Gobius francofurtanus* (KOKEN), *Gobius altus* WEILER und *Aphanius germaniae* WEILER wurden innerhalb der „*Corbicula*-Schichten“ nur in Bohrungen im Oberrheingraben gefunden. Die stratigraphische Einstufung dieser Bohrungen erfolgte durch WEILER (1963); nach den Untersuchungen durch MALZ (1978b) müssen die entsprechenden Bohrungsabschnitte jedoch sehr wahrscheinlich nicht in die *Corbicula*-Schichten, sondern in die Oberen Hydrobien-Schichten gestellt werden.

Die Fisch-Gemeinschaft der *Corbicula*-Schichten weist – wie die der Oberen Cerithien-Schichten – auf eine mögliche Beziehung zur Fischfauna der Formation Grès et Marnes gris à gypse der West-Schweiz und Haute-Savoie hin. Besonders hervorzuheben ist, daß während der Ablagerung der *Corbicula*-Schichten nun auch die *Dapalis*-Vertreter im Mainzer Becken und Oberrheingraben nicht mehr fehlen. Mit *Dapalis rhenanus* (KOKEN) liegt außerdem eine Art vor, die aufgrund der sehr ähnlichen Form ziemlich sicher mit *D. carinatus* STINTON & KISSLING aus der West-Schweiz und dem Elsaß verwandt sein dürfte (vgl. zur Beziehung *D. rhenanus* – *D. carinatus* auch Kap. 2.).

Für die Beziehung der Fischfaunen aus den *Corbicula*-Schichten und den Grès et Marnes gris à gypse gelten im Prinzip die für die Faunen der Oberen Cerithien-Schichten/Grès et Marnes gris à gypse diskutierten Möglichkeiten. Da die *Corbicula*-Schichten eine typische Brackwasserfauna enthalten, in der die marin-euryhalinen Elemente (Eleotriden, Mugiliden) bisher nicht nachgewiesen werden konnten, ist auch hier wieder ein Austausch der Faunen sowohl über verbrackte Meeresarme wie auch über Flußsysteme denkbar.

Süd-Frankreich (Hérault)

Aus den miozänen Sedimenten von Montpeyroux (Hérault, Süd-Frankreich) wurde eine marine und brackische Fauna beschrieben, die 34 Arten erfaßt (NOLF & CAPPETTA 1980). Die marinen Arten sollen hier nicht diskutiert werden, da über-regionale Beziehungen zu dem Aquitaine-Becken, dem Mainzer Becken/Oberrheingraben und der West-Schweiz/Haute-Savoie nur mit Hilfe der brackischen Arten erkannt werden können.

Nach NOLF & CAPPETTA (1980) müssen die Ablagerungen von Montpeyroux aufgrund der Fischfauna wahrscheinlich ins höhere Unter-Miozän bis Mittel-Miozän gestellt werden. Eine genaue Einstufung ist aber anhand der Fischfauna nicht möglich.

Die Sedimente von Montpeyroux werden desweiteren von MAGNE (1978) aufgrund des Ostracoden *Neomonoceratina helvetica* in das „Helvet“ gestellt. Nach

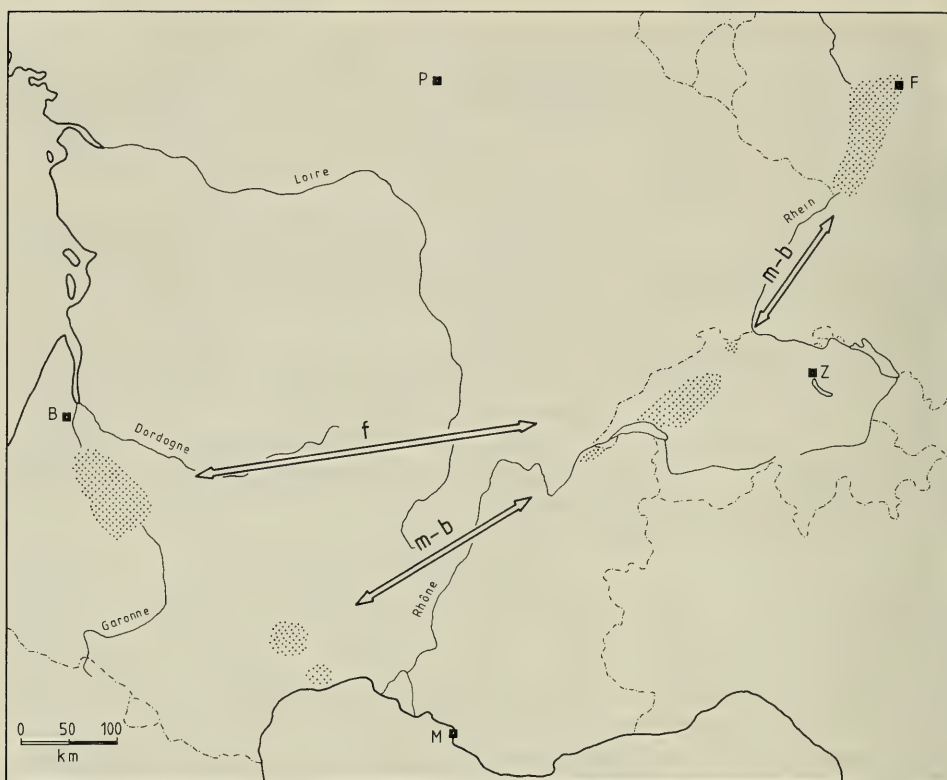


Abb. 9. Mögliche Beziehungen im Ober-Oligozän (oberes Chatt) und Unter-Miozän (Aquitän) zwischen den verschiedenen Regionen aufgrund der Fisch-Gemeinschaften (punktiert).

B = Bordeaux, P = Paris, M = Marseille, F = Frankfurt am Main, Z = Zürich.

f = Austausch der Fischfaunen erfolgte vermutlich über Flußsysteme, vielleicht unter Beteiligung von Wasservögeln etc.

m-b = Austausch der Fischfaunen erfolgte möglicherweise durch Meeresverbindungen oder über verbrackte Meeresarme.

CARBONNEL & MARTINI (1976) reicht *Neomonoceratina helvetica* jedoch möglicherweise bis in das höhere Aquitan (Nannoplankton-Zone NN 2).

Das Alter der Fischfauna von Montpeyrour ist somit nicht ganz gesichert. In jedem Fall scheint die Fauna ein etwas jüngerer Alter als die Faunen der hier behandelten Formationen der USM der West-Schweiz und Haute-Savoie zu besitzen. Auch die Faunen der Oberen Cerithien- und der *Corbicula*-Schichten sind wohl etwas älter als die südfranzösische Fischfauna. Dagegen könnte das Alter der Fischfauna des Aquitaine-Beckens (STEURBAUT 1978, 1980) mit dem Alter der Fauna von Montpeyrour ungefähr übereinstimmen.

Direkte Beziehungen der Fauna aus Süd-Frankreich mit der Fauna aus der West-Schweiz/Haute-Savoie bzw. mit der Fauna aus dem Mainzer Becken/Oberrhein-graben sind also aufgrund des Alters-Unterschiedes nicht nachweisbar. Die südfranzösische Fauna enthält jedoch einige Arten, die auch in den anderen Gebieten nachgewiesen sind und soll daher kurz diskutiert werden.

Die Fauna von Montpeyroux/Süd-Frankreich umfaßt 3 Arten, die auch in der Fauna der West-Schweiz/Haute-Savoie vorkommen (Abb. 8):

Morone aequalis (syn.: *Morone* sp. NOLF & CAPPETTA 1980)

Chelon gibbosus (syn.: „genus Mugilidarum“ sp. NOLF & CAPPETTA 1980)

Dapalis rhomboidalis (syn.: *Chanda nelsoni* NOLF & CAPPETTA 1980)

Außerdem beschreiben NOLF & CAPPETTA (1980) „genus Eleotridarum“ sp., eine Art, die mit *Eleotridarum sectus* aus der West-Schweiz und Haute-Savoie verwandt sein könnte.

Der Vergleich der Fauna aus Süd-Frankreich mit der Fauna der Cerithien-Schichten des Mainzer Beckens/Obererrheingrabens zeigt, daß 2 Arten den beiden Regionen gemeinsam sind (Abb. 8): *Morone aequalis* und *Chelon gibbosus*. Außerdem ist *Morone cornuta* NOLF & CAPPETTA 1980 zu erwähnen, die mit *Morone brevis* aus den Cerithien-Schichten Ähnlichkeit besitzt und daher mit dieser verwandt sein könnte.

In der Fauna des Aquitaine-Beckens kommt mit „genus Cyprinodontidarum“ *angulosus* STEURBAUT nur eine Art vor, die auch von NOLF & CAPPETTA (1980) aus Süd-Frankreich beschrieben wird.

Es lassen sich also einige gemeinsame marin-euryhaline und brackische Arten in den verschiedenen Regionen (mit Ausnahme des Aquitaine-Beckens) feststellen. Inwiefern sich daraus indirekt Verbindungen im Zuge mariner oder brackischer Ingressionen im obersten Chatt/tieferen Aquitan zwischen Süd-Frankreich, der West-Schweiz/Haute-Savoie und dem Obererrheingraben ableiten lassen, kann bei dem derzeitigen Kenntnisstand nur vermutet werden (Abb. 9).

Das Aquitaine-Becken stand sehr wahrscheinlich mit den anderen Gebieten direkt oder indirekt nur über Flußsysteme in Verbindung, da die den übrigen Regionen gemeinsamen marin-euryhalinen und brackischen Arten dort nicht anzutreffen sind.

Anhang: Probenverzeichnis mit Angaben zur Herkunft, Fazies und weiterführenden Literatur

(MARC WEIDMANN)

Die gefundenen Fischreste verteilen sich auf 173 Proben, die die Nummern 1 bis 173 tragen. In dieser Arbeit werden nur die Proben mit bestimmbar Fisch-Otolithen untersucht. In den übrigen Proben, die hier nicht aufgelistet sind, liegen überwiegend Cypriniden-Schlundzähne und konische Fischzähnen vor, die von Dr. J. GAUDANT (Paris) zur Zeit noch bearbeitet werden. In der folgenden Liste wird nacheinander aufgeführt:

- Nummer der Probe innerhalb der Fische Sammlung WEIDMANN, hinterlegt am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart;
- Originalname und/oder -nummer der Proben-Entnahmestelle;
- für die meisten Lokalitäten die geographischen Koordinaten der ‚Carte nationale de la Suisse‘; für die in Frankreich gelegenen Lokalitäten die Koordinaten Lambert (L);
- lithostratigraphische Position und Name der Formation (soweit eine solche Bezeichnung existiert);
- das anzunehmende Ablagerungsmilieu: f = fluviatil, l = limnisch, b = brackisch, m = marin; ? = vermutete Fazies;
- Datierung aufgrund der Säugerfaunen: Referenzfauna (ENGESSER 1990) und MP/MN-Einheiten; ? = vermutete Datierung;
- soweit vorhanden Angaben zur Literatur.

- Nr. 1, 2, 3, 4 – Le Locle, Bohrung S13/0.9–1.3, 9.8–11.3, 16.2–16.6, 19.0–19.7 m; 546.78/211.32; OSM, „Oehningien“; l; Anwil = MN 8.
- Nr. 5 – Le Locle, Bohrung S7/6.0–7.2 m; 546.55/211.32; OSM, „Oehningien“; l; Anwil = MN 8.
- Nr. 8, 10 – La Chaux/L'Auberson, Schicht F, H; 527.32/187.22; Top der USM; l; La Chaux = MN 2a; RITTENER (1892).
- Nr. 12 – Broye 555; 551.76/164.37; Basis der OMM; m oder b: gezeitenbeeinflusst; La Chaux = MN 2a; BERGER (1985).
- Nr. 31 – Talent 20; 534.78/166.23; USM, Grès et Marnes gris à gypse; b; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 32 – Talent 17, Schicht 24–25; 534.88/166.84; USM, Grès et Marnes gris à gypse; b; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 37 – L'Aréna; 529.93/157.00; USM, Grès et Marnes gris à gypse; b; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 41 – Buron, Gazoduc; 538.66/176.42; USM, Grès et Marnes gris à gypse; l; Küttigen = MP 30.
- Nr. 43 – La Morges, DK 970; 526.28/153.19; USM, Grès et Marnes gris à gypse; l; ?Küttigen = MP 30; KISSLING (1974).
- Nr. 44 – Findreuse, Fin 6; (L) 873.42/115.81; USM, Grès et Marnes gris à gypse; f; ?Boudry 2 = MN 1; BURBANK et al. (1991).
- Nr. 45 – Rochefort; 552.00/203.30; USM, ?Grès et Marnes gris à gypse; l; Rickenbach oder Küttigen = MP 29 oder MP 30; WEIDMANN (1986).
- Nr. 47, 48 – Grands Champs/Epautheyres, Gazoduc, BD 3, BD 5; 540.09/175.58; USM, Grès et Marnes gris à gypse; b; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 49 – Forens/Valserine; (L) 871.47/140.42; USM, Grès et Marnes gris à gypse; b; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 50 – Penthaz, 261183–2; 530.90/162.05; USM, Grès et Marnes gris à gypse; b; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 51, 52, 53 – Cossonay, Bohrung Co 1/3.6–4.2, 7.9–8.6, 9.2–9.5 m; 528.97/163.75; USM, Calcaires et Dolomies; l; ?Fornant 6 oder Rickenbach = MP 28 oder 29.
- Nr. 59 – Cossonay, Bohrung Co 7/22.7–23.5 m; 528.90/163.77; USM, Calcaires et Dolomies; l oder b; ?Fornant 6 oder Rickenbach = MP 28 oder 29.
- Nr. 61, 62 – Cossonay, Bohrung Co 8/10.5–11.0, 15.3–15.8 m; 528.93/163.76; USM, Calcaires et Dolomies; l; ?Fornant 6 oder Rickenbach = MP 28 oder 29.
- Nr. 63, 64, 65 – Cossonay, Bohrung Co 9/9.1–10.0, 17.0–18.0, 20.0–20.2 m; 528.35/163.27; USM, Calcaires et Dolomies; l oder b; ?Fornant 6 oder Rickenbach = MP 28 oder 29.
- Nr. 67 – Talent 18; 534.70/167.10; USM, Calcaires et Dolomies; l; ?Rickenbach = MP 29.
- Nr. 68 – Findreuse, Fin 26; (L) 873.50/115.79; USM, Calcaires et Dolomies; l; Brochene Fluh 53 = MP 30; BURBANK et al. (1991).
- Nr. 69 – Valeyres/Rances, DK 444; 529.82/178.97; USM, Marnes bariolées s. str.; l; ?Fornant 6 = MP 28; KISSLING (1974).
- Nr. 70 – La Morges, DK 1127; 526.39/153.03; USM, Calcaires et Dolomies; l; ?Rickenbach = MP 29; KISSLING (1974).
- Nr. 71 – La Morges, DK 1115–1116; 526.40/153.02; USM, Calcaires et Dolomies; l; ?Rickenbach = MP 29; KISSLING (1974).
- Nr. 72, 73 – Le Macheret, niv. 4, 17; 543.00/152.25; USM, Molasse à charbon; l oder b; Rickenbach = MP 29; ENGESSER et al. (1984).
- Nr. 74 – Moulin de Belmont, Pau 9; 541.20/152.64; USM, Molasse à charbon; l oder b; ?Fornant 6 oder Rickenbach = MP 28 oder 29; WEIDMANN (1982).
- Nr. 77 – Crêt Rouge, 251180–1; 546.61/155.34; USM, Molasse à charbon; l; ?Fornant 6 oder Rickenbach = MP 28 oder 29; ENGESSER et al. (1984).
- Nr. 78 – Ruisseau de St Amour, 251180–3; 546.73/154.85; USM, Molasse à charbon; l; ?Fornant 6 oder Rickenbach = MP 28 oder 29; ENGESSER et al. (1984).
- Nr. 79 – Ruisseau de Grattavache, 14481–3; 559.58/161.06; USM, Molasse à charbon; l; ?Fornant 6 oder Rickenbach = MP 28 oder 29; DE BEAUMONT & WEIDMANN (1981).

- Nr. 81 – Ruisseau du Gérignoz; 569.31/167.90; USM, Fm du Gérignoz; l; Küttigen = MP 30; ENGESSER et al. (1984).
- Nr. 83 – Haut-Crêt; JMF 13251; 552.42/157.40; USM, Molasse à charbon; l oder b; ?Fornant 6 – Rickenbach = MP 28–29; FASEL (1986).
- Nr. 84, 85 – En Vaux, 15782–2, –1; 543.77/151.86; USM, Molasse à charbon; l; Rickenbach = MP 29; ENGESSER et al. (1984).
- Nr. 87 – En Blessonay, Bohrung S 1/3.6–4.1 m; 542.49/152.50; USM, Molasse à charbon; l; ?Fornant 6 – Rickenbach = MP 28–29.
- Nr. 91 – Neuchâtel, Bohrung N 31/19.0–19.5 m; 563.54/205.67; USM, Marnes bariolées; l; Ober-Oligozän; WEIDMANN (1986).
- Nr. 92 – Lovagny, amont des gorges; (L) 887.75/105.25; USM, Marnes bariolées; l; ?Mittel-Oligozän.
- Nr. 93 – La Morges, Bohrung A 74/11.15–11.7 m; 526.54/152.70; USM, Marnes bariolées s. str.; l oder b; ?Fornant 6 = MP 28.
- Nr. 94 – La Morges, 12881–3; 526.47/152.79; USM, Marnes bariolées s. str.; l; ?Fornant 6 = MP 28.
- Nr. 98 – Talent 11; 534.81/168.00; USM, Marnes bariolées s. str.; f oder l; Wynau 1 = MP 27.
- Nr. 102, 103 – Ruisseau de Ruz, Ru 4, 5; 575.76/169.40; Grenze UMM-USM, Untere Cyrenen-Schichten; l; ?Lovagny = MP 22; WEIDMANN (1982).
- Nr. 104, 105 – Bohrung Servion-1/1170, 1182 m; 549.01/157.90; USM, Molasse à charbon; f oder l; ?Fornant 6 – Rickenbach = MP 28–29; WEIDMANN (1988).
- Nr. 112, 113 – Boudry/Glisement, éch. 2, 3; 554.40/200.55; USM, ?Calcaires et Dolomies; l; Fornant 6 = MP 28; MOJON et al. (1985).
- Nr. 114, 115 – Boudry/Viaduc, éch. Mojon II und III; 554.42/199.91; USM, Grès et Marnes gris à gypse; b; Boudry 2 = MN 1; MOJON et al. (1985).
- Nr. 116 – Boudry/Viaduc, éch. Mojon V; 554.50/199.94; USM, Obere Bunte Mergel; l oder b; Fornant 11 = MN 1; MOJON et al. (1985).
- Nr. 123 – Crétoillet; 550.12/157.76; USM, Molasse à charbon; l; ?Fornant 6 – Rickenbach = MP 28–29.
- Nr. 126 – EPF-L, Bohrung 707/38.4–38.5 m; 532.83/152.35; USM, Grès et Marnes gris à gypse; b; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 138 – Bougy, Sur Chez Callin; 516.48/148.23; USM, Marnes bariolées s. str.; l; ?Fornant 6 = MP 28; JEANNET (1910).
- Nr. 139 – Galerie du Nant d'Avanchet; 496.26/119.00; USM, Grès et Marnes gris à gypse; b; Küttigen = MP 30.
- Nr. 146 – Creux de Corsy, Bohrung 18.0/20.0 m; 542.27/151.61; USM, Molasse à charbon; l oder b; ?Fornant 6 – Rickenbach = MP 28–29.
- Nr. 152 – Arnon, 31187–2; 533.88/185.84; USM, Grès et Marnes gris à gypse; l oder b; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 153 – Courrendlin, Bohrung Bir 18/14.9–15.7; 595.62/242.81; USM, elsässische Molasse; b; Ober-Oligozän.
- Nr. 154 – Courrendlin, Bohrung Bir 18/57.7–57.8; 595.62/242.81; UMM, Septarienton; m; Mittel-Oligozän.
- Nr. 156 – Findreuse, Fin 16; (L) 874.16/115.53; USM, l; Rickenbach = MP 29; BURBANK et al. (1991).
- Nr. 157 – Grandsonnet, 2/8; 536.20/184.65; USM, Obere Bunte Mergel; b; Boudry 2 oder Fornant 11 = MN 1.
- Nr. 159, 160 – Lovagny, unterhalb der Schlucht, Schicht 8 und 8/1+2; (L) 886.68/106.00; USM, Marnes bariolées; l; Lovagny = MP 22.
- Nr. 161, 163 – La Morges, DK 1015; 526.26/153.18; USM, Grès et Marnes gris à gypse; l oder b; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 162 – La Morges, DK 1016; 526.26/153.18; USM, Grès et Marnes gris à gypse; l; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 164 – La Morges, DK 1017; 526.26/153.18; USM, Grès et Marnes gris à gypse; l; ?Küttigen = MP 30.
- Nr. 166 – Rochette; 541.25/151.70; USM, Molasse à charbon; l; ?Fornant 6 = MP 28.

- Nr. 167, 168 – Valeyres/Rances; 529.86/179.03; USM, Marnes bariolées s. str.; l; ?Fornant 6 = MP 28.
 Nr. 171 – Paudex, Bohrung/19.6–20.0 m; 541.14/151.16; USM, Molasse à charbon; l oder b; ?Fornant 6 – Rickenbach = MP 28–29.

4. Literatur

- AGASSIZ, L. (1833–1844): Recherches sur les Poissons fossiles, 5, XII + 122 + 160 p., 95 Taf. (Atlas); Neuchâtel (Petitpierre).
- ANGELILLO, V. T. (1987): Les Marnes et Grès à gypse („Molasse Grise“) du bassin genevois. Géologie, sédimentologie, stratigraphie. – Unveröff. Dipl.-Arb., 163 S.; Univ. Genève.
- BAUMBERGER, E. (1934): Die Molasse des Schweizerischen Mittellandes und Juragebietes. – Geol. Führer der Schweiz, 1: 57–75; Basel (Wepf).
- BEAUMONT, G. DE & WEIDMANN, M. (1981): Un crâne de *Plesictis* (Mammifère, Carnivore) dans la Molasse subalpine oligocène fribourgeoise, Suisse. – Bull. Soc. vaud. Sci. nat., 75: 249–256, 2 Abb., 1 Taf.; Lausanne.
- BERG, L. S. (1958): System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. – Hochschulbücher für Biologie, 4: 1–310, 263 Abb.; Berlin (VEB Dt. Verl. d. Wiss.).
- BERGER, J.-P. (1983): Charophytes de l'„Aquitainen“ de Suisse occidentale. Essai de taxonomie et biostratigraphie. – Geobios, 16/1: 5–37, 12 Abb., 2 Taf.; Lyon.
- (1985): La transgression de la Molasse marine supérieure (OMM) en Suisse occidentale. – Münchner geowiss. Abh., A, 5: 1–208, 94 Abb., 16 Taf.; München.
- (1986): Biozonation préliminaire des charophytes oligocènes de Suisse occidentale. – Eclogae geol. Helv., 79/3: 897–912, 3 Abb., 1 Taf.; Basel.
- (1989): Paläoökologie und Paläoklimatologie einiger oligozäner Floren der westschweizerischen subalpinen Molasse. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 109: 207–228, 6 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main.
- (1990): Floral changes in the Molasse of Western Switzerland (Oligo-Miocene): paleoclimatic implications. – Proceedings Symposium 1989 „Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary“: 189–194, 10 Abb.; Prague.
- BERGGREN, W. A., KENT, D. V. & VAN COUVERING, J. A. (1985): The Neogene: Part 2. Neogene geochronology and chronostratigraphy. – In: SNELLING, N. J. (Hrsg.): The chronology of the geological record. – Geol. Soc. London, Mem. 10: 141–195; London.
- BRZOBHATÝ, R. (1969): Die Fischfauna des südmährischen Untermiozäns. – Folia Fac. Sci. nat. Univ. Purkynianae Brunensis, 10 (1), Geologia 17: 1–49, 1 Abb., 3 Tab., 8 Taf.; Brno.
- BÜCHI, U. P. & SCHLANKE, S. (1977): Zur Paläogeographie der schweizerischen Molasse. – Erdöl-Erdgas-Z., 93, Sonderausgabe 1977: 57–69, 8 Abb., 3 Tab.; Hamburg.
- BURBANK, D., ENGESSER, B., MATTER, A. & WEIDMANN, M. (1991): Correlation of magnetostratigraphy and mammal faunas from the Lower Freshwater Molasse (Oligocene-Miocene) of Haute-Savoie (France). – Eclogae geol. Helv., Basel [im Druck].
- CARBONNEL, G. & MARTINI, E. (1976): Position de la zone à *Neomonoceras helvetica* (Ostracode miocène) par rapport aux Nannofossiles. – Géol. méditerran., 3/1: 1–6, 3 Tab.; Aix-en-Provence.
- CARBONNEL, G., WEIDMANN, M. & BERGER, J.-P. (1985): Les ostracodes lacustres et saumâtres de la Molasse de Suisse occidentale. – Rev. Paléobiologie, 4/2: 215–251, 2 Abb., 13 Tab., 8 Taf.; Genève.
- CAVENDER, T. (1969): An Oligocene mudminnow (family Umbridae) from Oregon with remarks on relationships within the Esocidae. – Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, 660: 1–33, 6 Abb., 2 Taf.; Ann Arbor/Michigan.
- CHAIINE, J. (1935): Recherches sur les otolithes des poissons. Etude descriptive et comparative de la sagitta des téléostéens. – Actes Soc. linnéenne Bordeaux, 87: 5–242, 18 Taf.; Bordeaux.
- (1938): Recherches sur les otolithes des poissons. Etude descriptive et comparative de la sagitta des téléostéens. – Actes Soc. linnéenne Bordeaux, 90: 5–258, 18 Taf.; Bordeaux.

- DOEBL, F., MOWAHED-AWAL, H., ROTHE, P., SONNE, V., TOBIEN, H., WEILER, H. & WEILER, W. (1972): Ein „Aquitain“-Profil von Mainz-Weisenau (Tertiär, Mainzer Becken). Mikrofaunistische, sedimentpetrographische und geochemische Untersuchungen zu seiner Gliederung. — Geol. Jb., A, 5, 141 S., 4 Abb., 13 Tab., 17 Taf.; Hannover.
- EMMENEGGER, C. (1961): Géologie de la région Sud de Fribourg. Molasse du Plateau et Molasse subalpine. — Bull. Soc. frib. Sci. nat., 51: 5–166, 31 Abb., 2 Taf.; Fribourg.
- ENGESSER, B. (1990): Die Eomyiden (Rodentia, Mammalia) der Molasse der Schweiz und Savoyen. Systematik und Biostratigraphie. — Schweizer paläont. Abh., 112: 1–144, 155 Abb., 1 Taf.; Basel.
- ENGESSER, B. & MAYO, N. (1987): A biozonation of the Lower Freshwater Molasse (Oligocene and Aagenian) of Switzerland and Savoy on the basis of fossil mammals. — Internat. Symp. Mammalian Biostratigr. Paleocol. European Palaeogene, Münchner geowiss. Abh., A, 10: 67–84, 2 Abb.; München.
- ENGESSER, B., MAYO, N. & WEIDMANN, M. (1984): Nouveaux gisements de mammifères dans la Molasse subalpine vaudoise et fribourgeoise. — Mém. suisses Paléont., 107: 1–39, 36 Abb., 4 Tab.; Bâle.
- FASEL, J.-M. (1986): Sédimentologie de la Molasse d'eau douce subalpine entre le Léman et la Gruyère. — Thèse Fac. Sci. Univ. Fribourg, 142 S., 48 Abb., 9 Tab.; Fribourg.
- FREI, H.-P. (1979): Stratigraphische Untersuchungen in der subalpinen Molasse der Nordost-Schweiz, zwischen Wägitaler Aa und Urnäsch. — Inaug.-Diss., Univ. Zürich, 219 S.; Zürich.
- FRIZZELL, D. L. & DANTE, J. H. (1965): Otoliths of some early Cenozoic fishes of the Gulf Coast. — J. Palaeont., 39/4: 687–718, 2 Abb., 3 Taf.; Tulsa/Oklah.
- FROST, G. A. (1926): A comparative Study of the Otoliths of the Neopterygian Fishes. — Ann. Mag. nat. Hist., (9) 18: 465–482, 2 Taf.; London.
- (1933): Otoliths of Fishes from the Lower Tertiary Formations of Southern England. — Ann. Mag. nat. Hist., (10) 12: 387–396, 1 Taf.; London.
- GAEMERS, P. A. M. (1989): The first Cichlids (Perciformes, Pisces) from Europe: The new, fossil genus *Eurotilapia*, evidence from otoliths and teeth. — Ann. Mus. roy. Afr. Centr., Sci. zool., 257: 109–116, 1 Taf.; Tervuren.
- GAUDANT, J. (1985): Mise au point sur les Vertébrés inférieurs de l'Oligocène de Sieblos (Hesse, Allemagne). — C. R. Acad. Sci. Paris, sér. 2, 300: 185–188; Paris.
- (1987): Sur la présence de Chandidae (Poissons téléostéens, Percoidei) dans le Cénozoïque européen. — C. R. Acad. Sci. Paris, sér. 2/20, 304: 1249–1252, 2 Abb.; Paris.
- HAQ, B. U., HARDENBOL, J. & VAIL, P. R. (1987): Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. — Science, 235: 1156–1167, 5 Abb.; New York.
- HEER, O. (1872): Le monde primitif de la Suisse. Genève & Bâle (Georg).
- HEIM, A. (1919): Geologie der Schweiz. — 3 Bde. Leipzig (Tauchnitz).
- HOFMANN, F. (1960): Materialherkunft, Transport und Sedimentation im schweizerischen Molassebecken. — Jb. St. Gall. naturforsch. Ges., 76: 1–28; St. Gallen.
- HOMEWOOD, P., ALLEN, P. A. & WILLIAMS, G. D. (1986): Dynamics of the Molasse Basin of western Switzerland. — Spec. Publ. internat. Assoc. Sediment., 8: 199–217, 17 Abb.; Reading.
- HOMEWOOD, P., RIGASSI, D. & WEIDMANN, M. (1989): Le bassin molassique suisse. — In: Dynamique et méthode d'étude des bassins sédimentaires, Assoc. sédimentologues français: 299–314, 10 Abb.; Paris (Technip).
- JEANNET, A. (1910): Les glissements de terrain de Bougy-Villars. — J. de Morges, 4 février: 1–2; Morges.
- KELLER, B. (1990): Wirkung von Wellen und Gezeiten bei der Ablagerung der Oberen Meeresmolasse. — Mitt. naturforsch. Ges. Luzern, 31: 245–271, 15 Abb.; Luzern.
- KISSLING, D. (1974): L'Oligocène de l'extrémité occidentale du bassin molassique suisse. Stratigraphie et aperçu sédimentologique. — Thèse Univ. Genève, 94 S., 38 Abb., 32 Taf., 13 Fototaf.; Genève (Colombier).
- MAGNE, J. (1978): Etudes microstratigraphiques sur le Néogène de la Méditerranée nord-occidentale. II. Le Néogène du Languedoc méditerranéen. — Lab. Géol. Médit., Univ. P. Sabatier, 435 S., 12 Taf.; Toulouse.

- MALZ, H. (1978): Aquitane Otolithen-Horizonte im Untergrund von Frankfurt am Main. — *Senckenbergiana lethaea*, 58/6: 451–471, 5 Abb., 4 Tab., 1 Taf.; Frankfurt am Main. — [1978a]
- (1978): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an aquitanen Fisch-Otolithen aus dem Untergrund von Frankfurt am Main. — *Senckenbergiana lethaea*, 59/4–6: 441–481, 4 Abb., 1 Tab., 6 Taf.; Frankfurt am Main. — [1978b]
- MARTINI, E. (1965): Die Fischfauna von Sieblos/Rhön (Oligozän). 2. Fischreste aus Koprolithen. — *Senckenbergiana lethaea*, 46a: 307–314, 12 Abb., 1 Tab.; Frankfurt am Main.
- (1978): Massenvorkommen von Nannoplankton in den Cerithien-Schichten des Mainzer Beckens und des Oberrheingrabens (Ober-Oligozän). — *Mainzer geowiss. Mitt.*, 7: 155–169, 2 Abb., 2 Taf.; Mainz.
 - (1981): Sciaeniden (Pisces) aus dem Basisbereich der Hydrobien-Schichten des Oberrheingrabens, des Mainzer und des Hanauer Beckens (Miozän). — *Senckenbergiana lethaea*, 62/2–6: 93–123, 5 Abb., 1 Tab., 4 Taf.; Frankfurt am Main.
 - (1983): Die Fischfauna von Langenau bei Ulm (Unter-Miozän, Ottang-Stufe). — *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 91: 1–18, 13 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.
 - (1984): Eine neue *Mugil*-Art (Pisces) aus den Hydrobien-Schichten des Mainzer Beckens (Miozän). — *Senckenbergiana lethaea*, 65/1–3: 225–230, 4 Abb.; Frankfurt am Main.
 - (1990): The Rhinegraben system, a connection between northern and southern seas in the European Tertiary. — *Veröff. Übersee-Mus.*, A, 10: 83–98, 208–211, 7 Abb.; Bremen.
- MARTINI, E., FAHLBUSCH, V. & HAGN, H. (1986): The Eocene/Oligocene boundary and the Latdorfian (Lower Oligocene). A statement by the German Subcommission on Tertiary Stratigraphy. — *Newsl. Stratigr.*, 17/1: 37–43, 1 Tab.; Berlin & Stuttgart.
- MAURER, H. (1983): Sedimentpetrographische Analysen an Molasseabfolgen der Westschweiz. — *Jb. geol. Bundes-Anst.*, 126/1: 23–69, 38 Abb.; Wien.
- MOJON, P.-O. (1983): Paléologie et stratigraphie de la molasse oligo-miocène de Boudry (canton de Neuchâtel, Suisse). *Travail de certificat d'écologie*, 77 S., Fac. Sci. Univ. Neuchâtel. — [Unveröff.]
- MOJON, P.-O., ENGESSER, B., BERGER, J.-P., BUCHER, H. & WEIDMANN, M. (1985): Sur l'âge de la Molasse d'Eau douce inférieure de Boudry NE. — *Eclogae geol. Helv.*, 78/3: 631–667, 18 Abb., 4 Tab.; Basel.
- NELSON, J. S. (1976): *Fishes of the World*. 416 S., zahlr. Abb.; New York & London (Wiley).
- NOLF, D. (1977): Les otolithes des téléostéens de l'Oligo-Miocène Belge (1). — *Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, 106/1 (1976), Bd. 1: 3–119, 3 Abb., 3 Tab., 18 Taf.; Bruxelles.
- (1985): *Otolithi piscium*. 145 S., 81 Abb.; Stuttgart & New York (Enke).
- NOLF, D. & CAPPETTA, H. (1980): Les otolithes de Téléostéens du Miocène de Montpeyroux (Hérault, France). — *Palaeovertebrata*, 10/1: 1–28, 1 Abb., 4 Taf.; Montpellier.
- POSTHUMUS, O. (1923): Bijdrage tot de kennis der Tertiaire vischfauna van Nederland. — *Verh. Geol.-Mijnbouwkund. Geol. Ser.*, 7: 105–142, 1 Taf.; s' Gravenhage.
- REGGIANI, L. (1989): Faciès lacustres et dynamique sédimentaire dans la Molasse d'eau douce inférieure oligocène (USM) de Savoie. — *Eclogae geol. Helv.*, 82/1: 325–350, 13 Abb.; Basel.
- REICHENBACHER, B. (1988): Die Fischfauna der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. — *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 139: 1–53, 11 Abb., 2 Tab., 6 Taf.; Stuttgart.
- (1989): Feinstratigraphische Gliederung der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. — *Geologica Bavarica*, 94: 135–177, 3 Abb., 4 Tab., 3 Taf.; München.
- RIGASSI, D. (1977): Subdivision et datation de la Molasse d'„eau douce“ inférieure du Plateau suisse. — *Paleolab. News*, 1: 1–44, 12 Abb.; Genève.
- RITTENER, T. (1892): Notice sur un affleurement d'Aquitaniens dans le Jura vaudois. — *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 27: 294–297, 3 Taf.; Lausanne.
- SALIS, K. v. (1967): Geologische und sedimentologische Untersuchungen in Molasse und Quartär südöstlich Wollhusen (Entlebuch, Kt. Luzern). — *Mitt. naturforsch. Ges. Luzern*, 21: 1–106, 27 Abb., 6 Tab., 1 Taf.; Luzern.

- SCHAD, A. (1965): Abtragungserscheinungen an der Grenze Jungtertiär I/Jungtertiär II im Inneren des mittleren Rheintalgrabens. — *Senckenbergiana lethaea*, **46a**: 363–376, 3 Abb., 1 Tab.; Frankfurt am Main.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1987): European reference levels and correlation tables. — *Münchener geowiss. Abh., A*, **10**: 13–19; München.
- SCHUBERT, R. J. (1906): Die Fischotolithen des österreich.-ungarischen Tertiärs. — *Jb. k. u. k. geol. Reichsanst.*, **56**: 623–706, 3 Taf.; Wien.
- STEININGER, F., BERNOR, R. L. & FAHLBUSCH, V. (1990): European Neogene marine-continental chronologic correlations. — *In*: LINDSAY, E. H., FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. (Hrsg.): *European Neogene Mammal Chronology*: 15–46, 1 Abb., 1 Tab.; New York (Plenum Press).
- STEURBAUT, E. (1978): Otolithes de téléostéens de quelques formations continentales d'âge Aquitanien du midi de la France. — *Bull. Soc. Belge Géol.*, **87/3**: 179–188, 1 Taf.; Bruxelles.
- (1980): Deux nouveaux gisements à otolithes de téléostéens, dont une espèce nouvelle, dans l'Aquitainien continental du midi de la France. — *Géobios*, **13/1**: 111–114, 4 Abb., 2 Tab.; Lyon.
 - (1984): Les otolithes de téléostéens de l'Oligo-Miocène d'Aquitaine (Sud-Ouest de la France). — *Palaeontographica, A*, **186/1–6**: 1–162, 15 Abb., 16 Tab., 38 Taf.; Stuttgart.
- STINTON, F. C. (1977): Fish otoliths from the English Eocene, II. — *Palaeontogr. Soc. Monogr.*, **130**: 57–126, 12 Abb., Taf. 4–8; London.
- STINTON, F. C. & FREI, H.-P. (1979): Fish otoliths from the upper part of mid-Oligocene freshwater Molasse, Eastern Switzerland. — *Eclogae geol. Helv.*, **72/3**: 851–857, 1 Taf.; Basel.
- STINTON, F. C. & KISSLING, D. (1968): Quelques otolithes de téléostéens de la Molasse oligocène de Suisse occidentale. — *C. R. Séances SPHN, Genève, NS*, **3/3**: 140–154, 3 Abb., 1 Taf.; Genève.
- TOBIEN, H. (1988): France — The Federal Republic of Germany. The Rhine Graben and the Mainz Basin. — *Geol. Jb., A*, **100**: 395–398, Abb. 239a, b; Hannover.
- TRÜMPY, R. (1980): An outline of the Geology of Switzerland. — *In*: *Geology of Switzerland, a guide-book, part A*: 1–104, 46 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Basel (Schweiz. geol. Kommission; Wepf & Co.).
- VOIGT, E. (1934): Die Fische aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales mit besonderer Berücksichtigung der erhaltenen Weichteile. — *Nova Acta Leopoldina, N. F.* **2**: 21–146, 23 Abb., 14 Taf.; Halle.
- WEIDMANN, M. (1982): Situation et description des coupes visitées en 1978. — *In*: JUNG, P. (Hrsg.): *Nouveaux résultats biostratigraphiques dans le bassin molassique, depuis le Vorarlberg jusqu'en Haute-Savoie*. — *Docum. Lab. Géol. Lyon, H. S.* **7**: 11–24, 8 Abb., 1 Kt.; Lyon.
- (1986): Quelques observations nouvelles sur la Molasse du Jura. — *Bull. Soc. neuch. Sci. nat.*, **109**: 153–159, 1 Abb.; Neuchâtel.
 - (1988): Notice explicative de la feuille 1243-Lausanne. — *Atlas géol. de la Suisse au 1:25'000, Serv. hydrol.-géol. national*: 1–44, 3 Abb., 3 Taf.; Berne & Bâle.
- WEIDMANN, M., HOMEWOOD, P. & FASEL, J.-M. (1982): Sur les terrains subalpins et le Wildflysch entre Bulle et Montreux. — *Bul. Soc. vaud. Sci. nat.*, **76**: 151–183, 13 Abb., 1 Taf.; Lausanne.
- WEILER, W. (1929): *Prolebias praecursor* sp. n. aus den Süßwasserschichten des Cyrenenmergels im Mainzer Becken. — *Notizbl. Ver. Erdk.*, **5/12**: 110–111, 1 Taf.; Darmstadt.
- (1942): Die Otolithen des rheinischen und nordwestdeutschen Tertiärs. — *Abh. Reichsamt Bodenforsch., N. F.* **206**: 1–140, 2 Abb., 14 Taf.; Berlin.
 - (1961): Die Fischfauna des unteroligozänen Melanientons und des Rupeltons in der Hessischen Senke. — *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **89**: 44–65, 2 Taf.; Wiesbaden.
 - (1963): Die Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, des Mainzer Beckens, des unteren Maintales und der Wetterau, unter besonderer Berücksichtigung des Unter-

- miozäns. — Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., 504: 1–75, 258 Abb., 1 Kt., 2 Taf.; Frankfurt am Main.
- (1966): Die Fischfauna des Helvets von Ivančice (Eibenschitz) in Mähren. — Paläont. Z., 40/1–2: 118–143, 50 Abb.; Stuttgart.
 - (1972): Fische. — In: DOEBL, F. et al.: Ein „Aquitän“-Profil von Mainz-Weisenau (Tertiär, Mainzer Becken). Mikrofaunistische, sedimentpetrographische und geochemische Untersuchungen zu seiner Gliederung. — Geol. Jb., A, 5: 75–81, Taf. 15; Hannover.
 - (1973): Erster Nachweis von Otolithen der Familie Umbridae (Pisces) im Tertiär des Mainzer Beckens, mit Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen innerhalb der Unterordnung Esocoi. — Senckenbergiana lethaea, 53/6: 455–467, 14 Abb.; Frankfurt am Main.
- WEINFURTER, E. (1950): Die oberpannonische Fischfauna von Eichkogel bei Mödling. — Sitz.-Ber. österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., I, 159/1–5: 37–50, 2 Taf.; Wien.
- WHITEHEAD, P. J. P., BAUCHOT, M.-L., HUREAU, J.-C., NIELSEN, J. & TORTONESE, E. [Hrsg.] (1984): Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. 3 Bde., 1473 S., zahlr. Abb.; Bungay/England (Unesco).

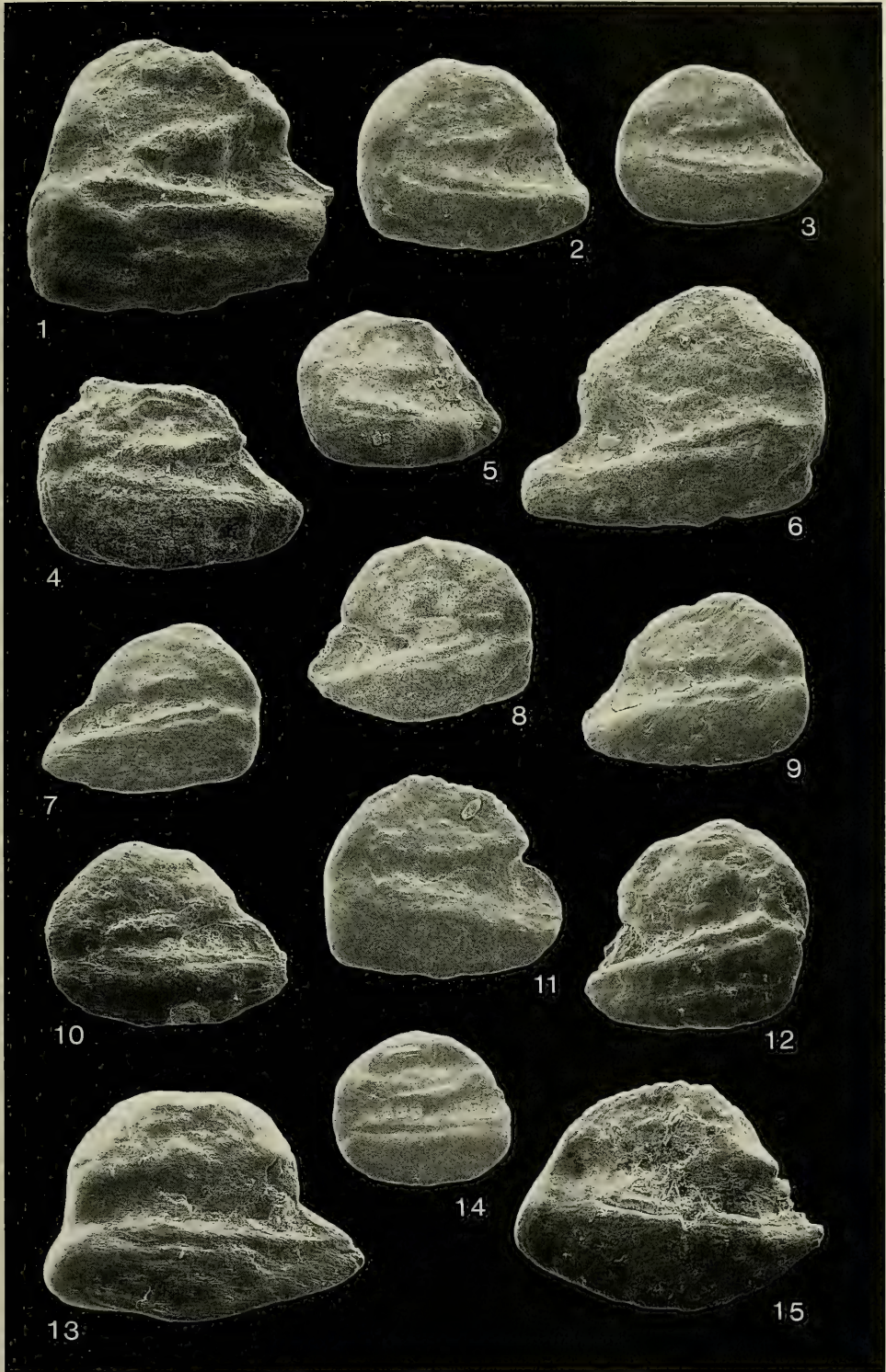
Anschriften der Verfasser:

Dipl.-Geol. Bettina Reichenbacher, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität, Senckenberganlage 32–34, D-6000 Frankfurt am Main.
 Dr. Marc Weidmann, sentier du Molard 3, CH-1805 Jongny.

Tafel 1

- Fig. 1–9. *Mikroumbra ringeadei* (STEURBAUT).
 1: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58057/1.
 2: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58057/2.
 3: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58057/3.
 4: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58057/4.
 5: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58057/5.
 6: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58057/6.
 7: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58058.
 8: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58059.
 9: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58060.
 Fundpunkt 61 (Fig. 8), Fundpunkt 64 (Fig. 7), Fundpunkt 70 (Fig. 1–6), Fundpunkt 93 (Fig. 9), Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29).
- Fig. 10, 15. *Mikroumbra acutirostris* (WEILER).
 10: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58053/1.
 15: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58054.
 Fundpunkt 8 (Fig. 15), Fundpunkt 81 (Fig. 10), Ober-Oligozän, Unter-Miozän (Chatt, Aquitan, MP 30, MN 2a).
- Fig. 11–12. *Mikroumbra* aff. *ringeadei* (STEURBAUT).
 11: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58063.
 12: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58064.
 Fundpunkt 69 (Fig. 11), Fundpunkt 167 (Fig. 12), Ober-Oligozän (Chatt, MP 28).
- Fig. 13. *Mikroumbra longirostrata* n. sp.
 Linke Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58056/1.
 Fundpunkt 98, Ober-Oligozän (Chatt, MP 27).
- Fig. 14. Umbridarum sp.
 Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58065.
 Fundpunkt 114, Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).

Vergrößerung aller Exemplare ca. $\times 30$.



Tafel 2

- Fig. 1–4. *Prolebias boudryensis* n. sp.
1: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58066/3.
2: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58066/2.
3: Rechte Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58066/1.
4: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58066/4.
Fundpunkt 114, Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).
- Fig. 5–8. *Prolebias meyeri* (AGASSIZ).
5: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58067/1.
6: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58067/2.
7: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58067/3.
8: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58067/4.
Fundpunkt 114, Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).
- Fig. 9, 12. *Prolebias* sp. juv.
9: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58068/1.
12: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58068/2.
Fundpunkt 114, Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).
- Fig. 10–11. *Prolebias meyeri* (AGASSIZ).
10: Linke, leicht korrodierte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58067/5.
11: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58067/6.
Fundpunkt 114, Unter-Miozän (Aquitän, MN 1).
- Fig. 13. *Prolebias altus* WEILER 1963. – Linke Sagitta.
Cerithien-Schichten des Mainzer Beckens, Ober-Oligozän.
Slg. H. W. FISCHER (Mainz).
- Fig. 14. *Prolebias meyeri* (AGASSIZ). – Rechte Sagitta.
Cerithien-Schichten des Mainzer Beckens, Ober-Oligozän.
Slg. H. W. FISCHER (Mainz).

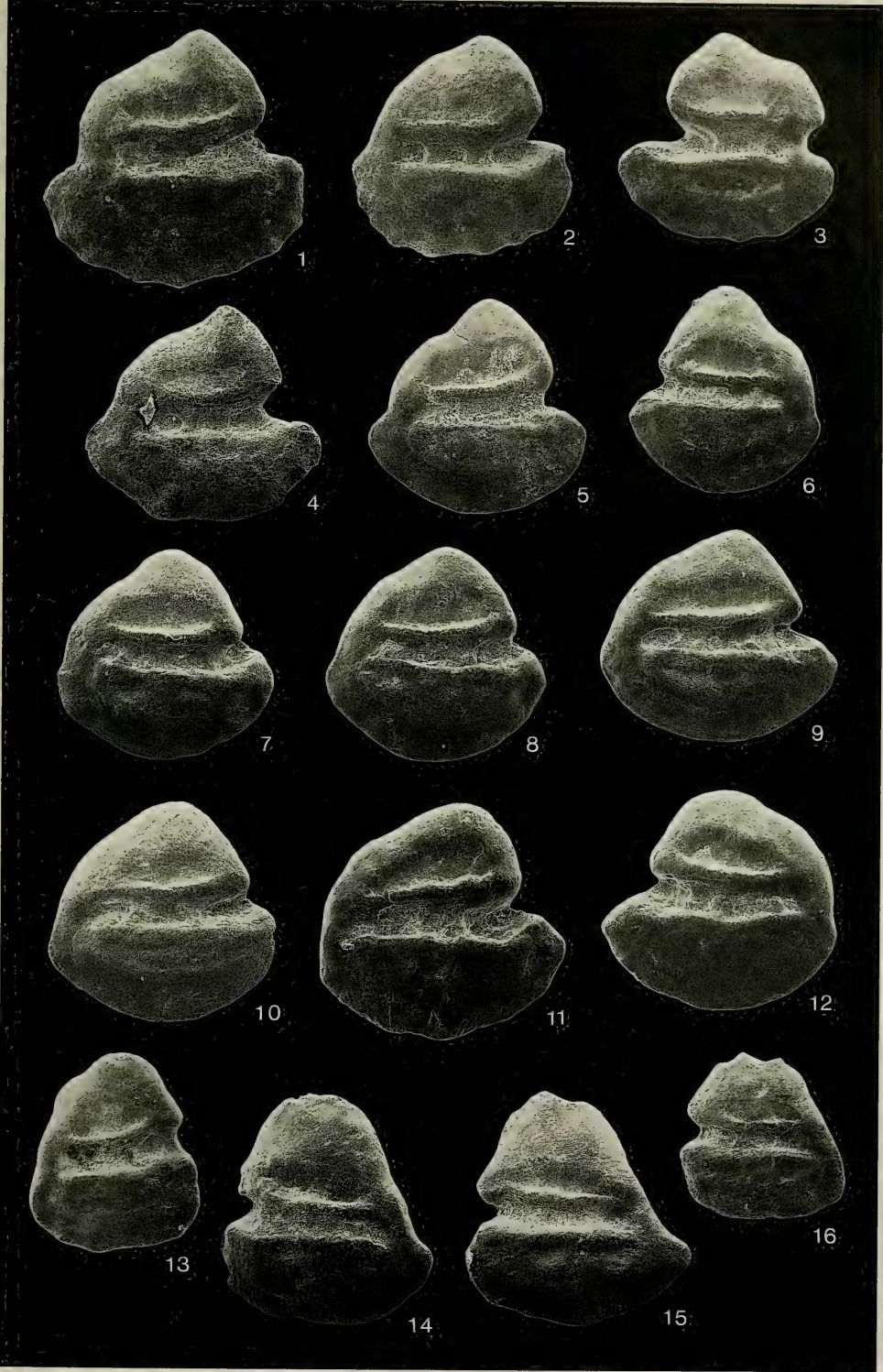
Vergrößerung aller Exemplare ca. $\times 40$.



Tafel 3

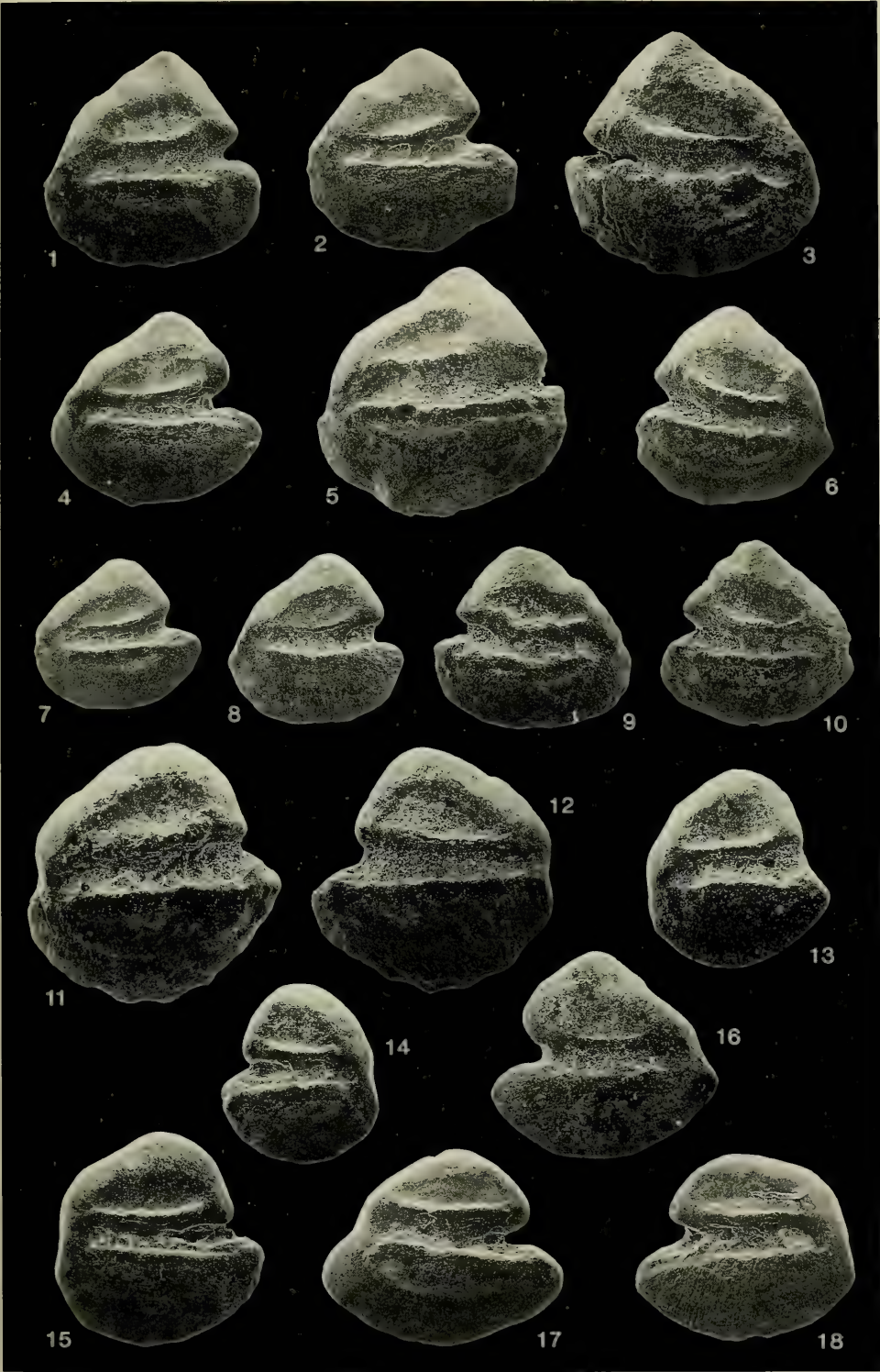
- Fig. 1–6. *Palaeolebias weidmanni* n. sp.
1: Linke Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58102/1.
2: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58102/2.
3: Rechte Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58102/3.
4: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58102/4.
5: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58103/1.
6: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58104/1.
Fundpunkt 43 (Fig. 5), Fundpunkt 70 (Fig. 6), Fundpunkt 79 (Fig. 1–4), Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29, MP 30).
- Fig. 7–12. *Palaeolebias semicircularis* n. sp.
7: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58078/2.
8: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58078/3.
9: Linke Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58078/1.
10: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58078/4.
11: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58079/1.
12: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58080/2.
Fundpunkt 59 (Fig. 11), Fundpunkt 70 (Fig. 7–10), Fundpunkt 123 (Fig. 12), Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29).
- Fig. 13–16. *Palaeolebias? subtrigonus* (STINTON & KISSLING).
13: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58091.
14: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58092/1.
15: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58092/2.
16: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58093.
Fundpunkt 48 (Fig. 13), Fundpunkt 115 (Fig. 14–15), Fundpunkt 126 (Fig. 16), Ober-Oligozän bis Unter-Miozän (Chatt, Aquitan, MP 30, MN 1).

Vergrößerung aller Exemplare ca. $\times 27$.



Tafel 4

- Fig. 1–10. *Palaeolebias triangularis* n. sp.
1: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58100/1.
2: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58099/1.
3: Rechte Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58098/1.
4: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58099/2.
5: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58100/2.
6: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58100/3.
7: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58099/3.
8: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58099/4.
9: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58100/4.
10: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58100/5.
Fundpunkt 31 (Fig. 3), Fundpunkt 32 (Fig. 2, 4, 7–8), Fundpunkt 47 (Fig. 1, 5–6, 9–10), Ober-Oligozän (Chatt, MP 30).
- Fig. 11–15. *Palaeolebias oviformis* n. sp.
11: Linke Sagitta, Holotypus, SMNS-Inv.-Nr. 58069/1.
12: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58070/1.
13: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58069/2.
14: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58071/1.
15: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58071/2.
Fundpunkt 67 (Fig. 12), Fundpunkt 87 (Fig. 11, 13), Fundpunkt 171 (Fig. 14, 15), Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29).
- Fig. 16–17. *Palaeolebias* cf. *weidmanni* n. sp.
2 wahrscheinlich etwas aberrant entwickelte Exemplare.
16: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58105.
17: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58106/1.
Fundpunkt 69 (Fig. 17), Fundpunkt 156 (Fig. 16), Ober-Oligozän (Chatt, MP 28, MP 29).
- Fig. 18. *Palaeolebias* cf. *semicircularis* n. sp.
Wahrscheinlich etwas aberrant entwickeltes Exemplar.
Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58081.
Fundpunkt 61, Ober-Oligozän (Chatt, MP 28 od. MP 29).
- Vergrößerung aller Exemplare ca. $\times 27$.



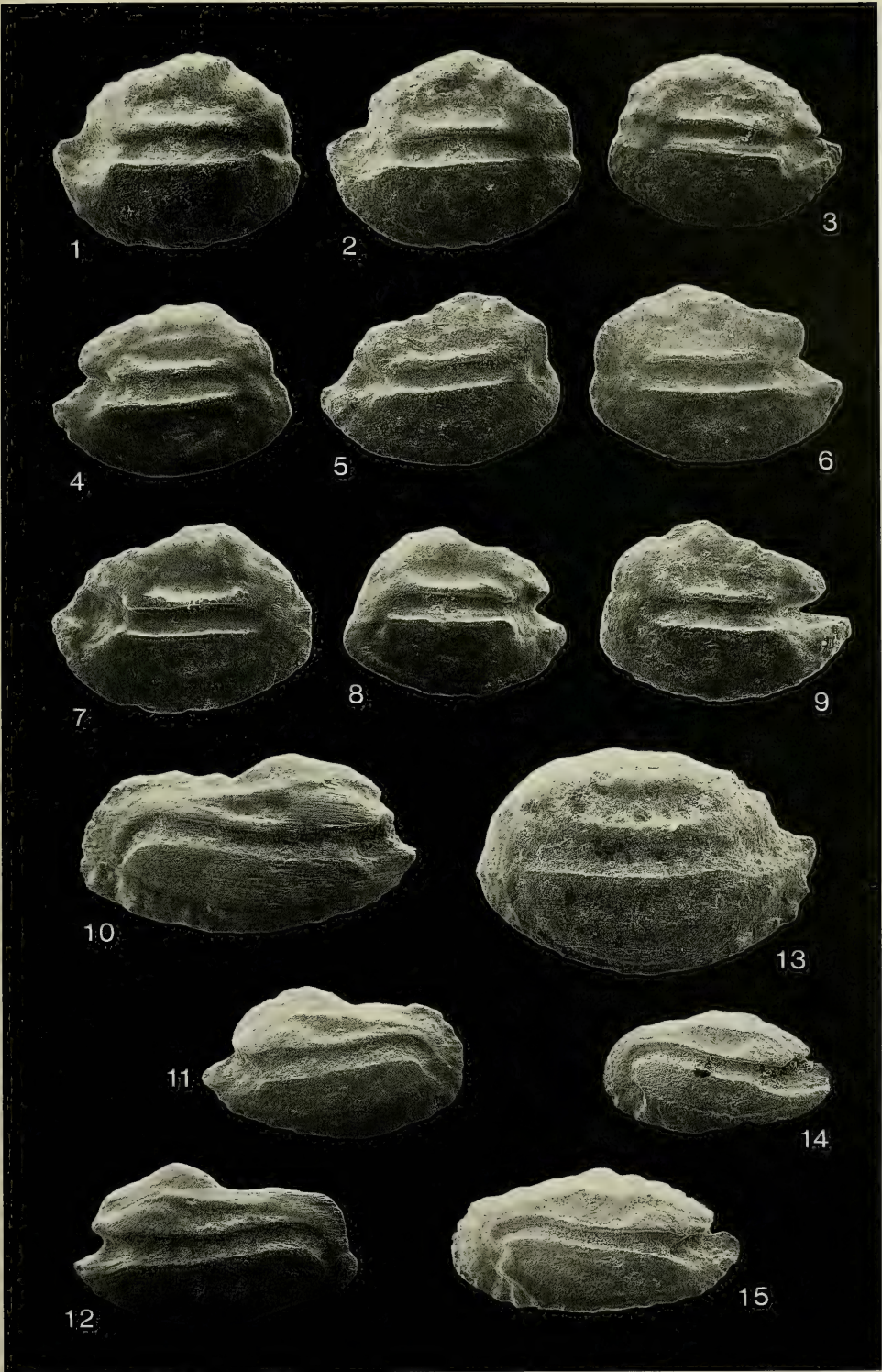
Tafel 5

- Fig. 1–3. *Atherina bergeri* n. sp.
1: Rechte Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58119/1.
2: Rechte Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58119/2.
3: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58119/3.
Fundpunkt 70, Ober-Oligozän (Chatt, MP 29).
- Fig. 4–9. *Atherina dentifera* (STINTON & KISSLING).
4: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58124/1.
5: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58123/1.
6: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58123/2.
7: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58124/2.
8: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58124/3.
9: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58123/3.
Fundpunkt 32 (Fig. 5, 6, 9), Fundpunkt 50 (Fig. 4, 7, 8), Ober-Oligozän (Chatt, MP 30).
- Fig. 10–12. *Chelon gibbosus* n. sp.
10: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58173/2.
11: Rechte Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58173/1.
12: Rechte Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58173/3.
Fundpunkt 32, Ober-Oligozän (Chatt, MP 30).
- Fig. 13. *Atherinidarum priscus* n. sp.
Linke Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58126.
Fundpunkt 102, Mittel-Oligozän (Rupel).
- Fig. 14–15. *Mugil applanatus* (RZEHAČ). – Linke Sagitten.
Slg. BRZOBOHATÝ, Brno (ohne Inv.-Nr.).
Ivančice (Südmähren), Unter-Miozän (Ottmang).

Vergrößerung Fig. 1–9: ca. $\times 32$.

Vergrößerung Fig. 10–12, 14–15: ca. $\times 14$.

Vergrößerung Fig. 13: ca. $\times 34$.



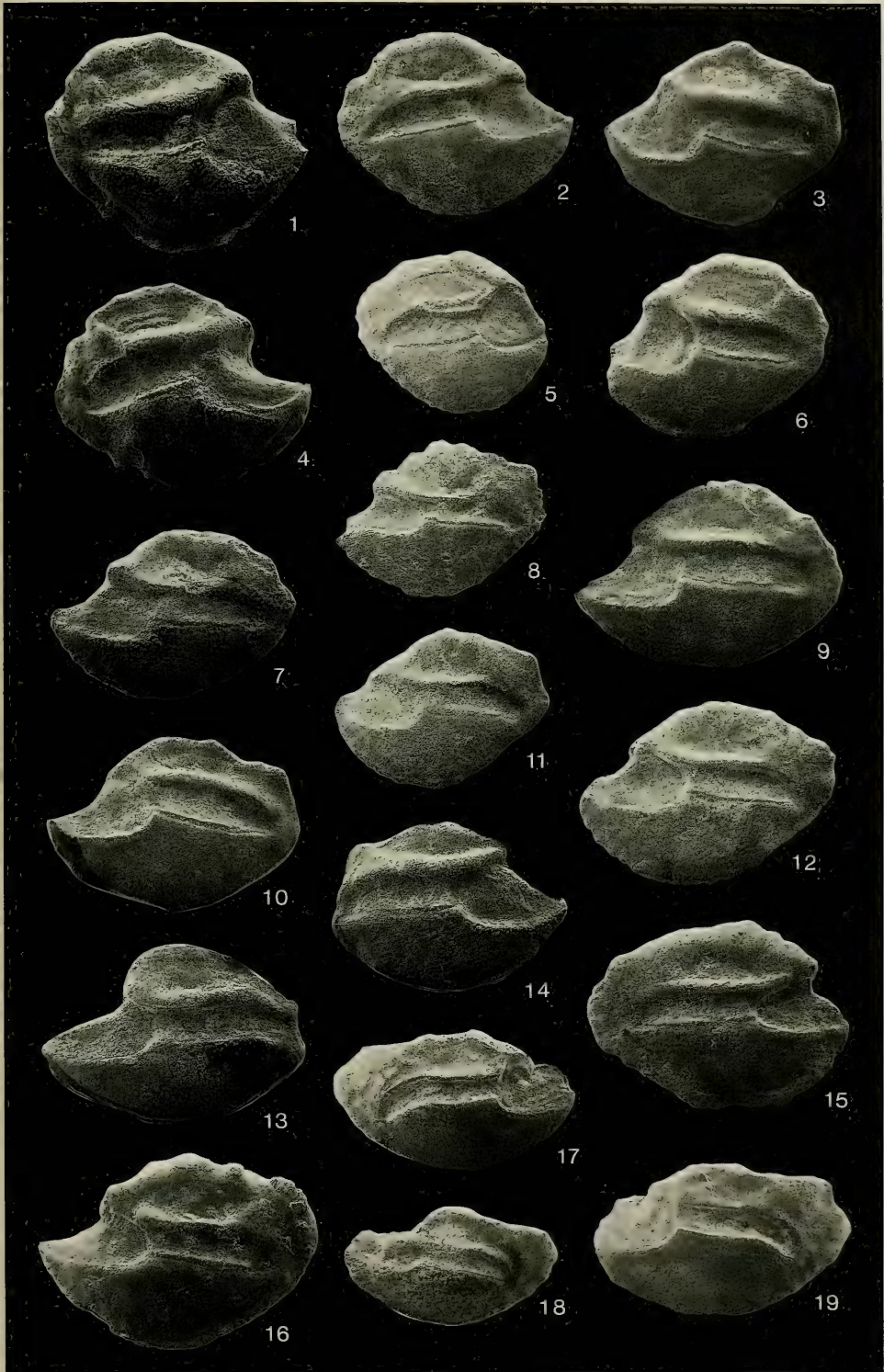
Tafel 6

- Fig. 1–6. *Dapalis rhomboidalis* STINTON & KISSLING 1968.
1: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58143/1.
2: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58144/1.
3: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58145/1.
4: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58143/2.
5: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58144/2.
6: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58146/1.
Fundpunkt 152 (Fig. 1, 4), Fundpunkt 72 (Fig. 2, 5), Fundpunkt 71 (Fig. 3),
Fundpunkt 73 (Fig. 6), Ober-Oligozän (Chatt, MP 29, MP 30).
- Fig. 7–12. *Dapalis carinatus* STINTON & KISSLING 1968.
7: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58132/1.
8: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58132/2.
9: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58133/1.
10: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58133/2.
11: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58132/3.
12: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58134.
Fundpunkt 114 (Fig. 7, 8, 11), Fundpunkt 71 (Fig. 9, 10), Fundpunkt 51
(Fig. 12), Ober-Oligozän, Unter-Miozän (Chatt, Aquitan, ?MP 28, MP 29,
MN 1).
- Fig. 13. *Dapalis* aff. *carinatus* STINTON & KISSLING 1968.
Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58142.
Fundpunkt 92, Mittel-Oligozän.
- Fig. 14. *Dapalis* aff. *rhomboidalis* STINTON & KISSLING 1968.
Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58168.
Fundpunkt 92, Mittel-Oligozän.
- Fig. 15. *Dapalis angustus* n. sp.
Linke Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58129/1.
Fundpunkt 159, Mittel-Oligozän (Rupel, MP 22).
- Fig. 16. *Dapalis carinatus* STINTON & KISSLING 1968.
Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58135.
Fundpunkt 153, Ober-Oligozän.
- Fig. 17–19. *Morone aequalis* (KOKEN).
17: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58170/1.
18: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58170/2.
19: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58170/3.
Fundpunkt 157, Unter-Miozän (Aquitan, MN 1).

Vergrößerung Fig. 1–12, 15–16: ca. $\times 14$.

Vergrößerung Fig. 13–14: ca. $\times 10$.

Vergrößerung Fig. 17–19: ca. $\times 8$.



Tafel 7

Fig. 1–6, 15. *Gobius altiformis* n. sp.

- 1: Linke Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/1.
 - 2: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/2.
 - 3: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/3.
 - 4: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/4.
 - 5: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/5.
 - 6: Rechte Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/6.
 - 15: Rechte Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/7.
- Fundpunkt 5, Ober-Miozän (MN 8).

Fig. 7–10. *Gobius latiformis* n. sp.

- 7: Linke Sagitta, Holotypus. SMNS-Inv.-Nr. 58187/1.
 - 8: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58187/2.
 - 9: Rechte Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58187/3.
 - 10: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58187/4.
- Fundpunkt 5, Ober-Miozän (MN 8).

Fig. 11–12. *Gobius* aff. *helvetiae* SALIS 1967.

- 11: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58190/1.
 - 12: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58190/2.
- Fundpunkt 1, Ober-Miozän (MN 8).

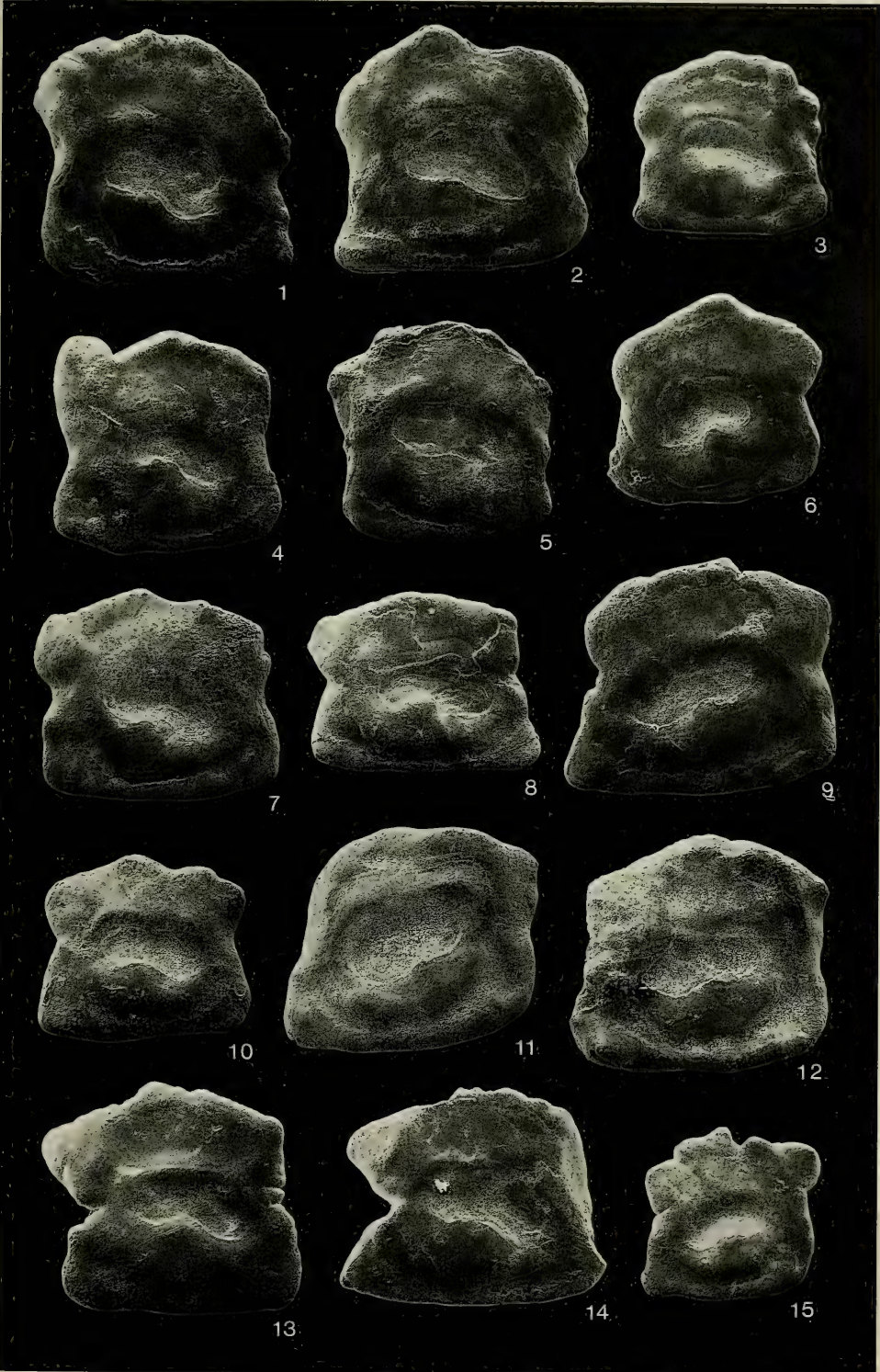
Fig. 13–14. *Gobius* sp. 1.

- 13: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58185/1.
 - 14: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58185/2.
- Fundpunkt 5, Ober-Miozän (MN 8).

Fig. 15. Siehe oben.

Vergrößerung Fig. 1–7, 9–12, 15: ca. $\times 26$.

Vergrößerung Fig. 8, 13–14: ca. $\times 23$.



Tafel 8

- Fig. 1–3. *Gobius altiformis* n. sp.
1: Rechte Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/8.
2: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/9.
3: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 58183/10.
Fundpunkt 5, Ober-Miozän (MN 8).
- Fig. 4–6. *Gobius* sp. 2.
4: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58186/1.
5: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58186/2.
6: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58186/3.
Fundpunkt 4, Ober-Miozän (MN 8).
- Fig. 7–10. *Gobius latiformis* n. sp.
7: Rechte Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 57187/5.
8: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 57187/6.
9: Linke Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 57187/7.
10: Rechte Sagitta, Paratypus. SMNS-Inv.-Nr. 57187/8.
Fundpunkt 5, Ober-Miozän (MN 8).
- Fig. 11. *Eleotridarum* aff. *sectus* (STINTON & KISSLING).
Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58182/1.
Fundpunkt 49, Ober-Oligozän (Chatt, MP 30).
- Fig. 12–16. *Eleotridarum sectus* (STINTON & KISSLING).
12: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58174/1.
13: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58174/2.
14: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58175.
15: Rechte Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58176/1.
16: Linke Sagitta. SMNS-Inv.-Nr. 58176/2.
Fundpunkt 114 (Fig. 12, 13), Fundpunkt 115 (Fig. 14), Fundpunkt 71 (Fig. 15, 16), Ober-Oligozän, Unter-Miozän (Chatt, Aquitan, MP 29, MN 1).
- Vergrößerung Fig. 1–11: ca. $\times 23$.
Vergrößerung Fig. 12–16: ca. $\times 14$.





ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

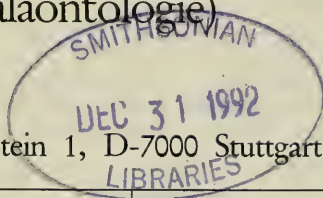
Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 185	65 pp., 10 pls., 13 figs., 1 tab.	Stuttgart, 30. 6. 1992
----------------------------	--------	---------	-----------------------------------	------------------------



On the true stratigraphic position of *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM, 1813) and the nomenclature of the standard Middle Jurassic "Macrocephalus Zone"

By John H. Callomon, London, Gerd Dietl, Stuttgart
& Hans-Jörg Niederhöfer, Stuttgart

With 10 plates, 13 textfigures and 1 table

Summary

A new section is described in the mainly Lower Callovian "Macrocephalen-Oolith" of the Ipfl, near Bopfingen, at the northeastern end of the Swabian Alb. Large collections of ammonites made bed by bed are listed. They include *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM, 1813) at its newly discovered type locality. It turns out that this species, index of the standard Macrocephalus Zone and Subzone in its modern restricted sense and characterizing a well-defined *macrocephalus* faunal horizon, does not occur in its nominal Zone but higher: in the overlying Koenigi Zone. The name of the Macrocephalus Zone must therefore be changed.

The history of the Macrocephalus Zone since its introduction by OPEL in 1857 is reviewed. A substitute name for the Zone is proposed: the Herveyi Zone, index *Macrocephalites herveyi* (J. SOWERBY, 1818). The systematics of some species of the *macrocephalus* horizon important for correlation are discussed. They include species of *Reineckeia*, *Proplanulites*, *Kepplerites*, *Chamoussetia* and *Bullatimorphites*, as well as *M. macrocephalus* itself. Two new names are introduced: Bullatimorphitinae subfamilia nova of the Tulitidae BUCKMAN, 1921; and *Reineckeia quenstedti* nomen novum pro *Amm. franconicus* QUENSTEDT, 1886, non SCHLOTHEIM, 1813, whose type locality is also at the Ipfl.

Zusammenfassung

Vom Ipfl bei Bopfingen, nordöstliche Schwäbische Alb, wird ein neues Profil aus dem Macrocephalen-Oolith, überwiegend Unter-Callovium, beschrieben. Umfangreiche horizontierte Aufsammlungen von Ammoniten werden aufgeführt. Sie enthalten *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM, 1813) von seiner kürzlich entdeckten Typuslokalität. Daraus folgert nun, daß diese Art, Indexart der im modernen Sinne enggefaßten Standard-Zone und -Subzone des *M. macrocephalus*, einen gut definierten *macrocephalus*-Faunenhorizont belegt. Dabei zeigt sich allerdings, daß *M. macrocephalus* nicht in seiner Nominat-Zone vorkommt, sondern höher, in der darüberfolgenden Koenigi-Zone. Deshalb muß der Name der Macrocephalus-Zone geändert werden.

Die Geschichte der *Macrocephalus*-Zone seit ihrer Einführung durch OPPEL (1857) wird dargelegt. Ein Ersatzname für diese Zone wird vorgeschlagen: *Herveyi*-Zone, Indexart *Macrocephalites herveyi* (J. SOWERBY, 1818). Die Systematik einiger Ammoniten aus dem *macrocephalus*-Horizont, die für die Korrelation besonders wichtig sind, wird diskutiert. Es sind dies besonders Arten der Gattungen *Reineckeia*, *Proplanulites*, *Kepplerites*, *Chamoussetia* und *Bullatimorphites* sowie natürlich *M. macrocephalus* selbst. Zwei neue Namen werden eingeführt: *Bullatimorphitinae* subfamilia nova der *Tulitidae* BUCKMAN (1921) und *Reineckeia quenstedti* nomen novum pro *R. franconica* (QUENSTEDT, 1886 non SCHLOTHEIM, 1813), deren Typuslokalität ebenfalls der IpF ist.

Contents

1. Introduction	2
2. Stratigraphy of the "Macrocephalen-Oolith" at the IpF	5
2.1. The section	7
2.2. Ammonite faunal horizons	9
2.3. Ages and correlations	12
3. The nomenclature of the <i>Macrocephalus</i> Zone	14
3.1. OPPEL's Zone of <i>Ammonites macrocephalus</i>	14
3.2. The <i>Macrocephalus</i> Zone in a restricted sense	16
3.3. The <i>Macrocephalus</i> Zone renamed: the <i>Herveyi</i> Zone	18
4. Systematic descriptions	20
4.1. Family Sphaeroceratidae	20
<i>Macrocephalites macrocephalus</i>	21
4.2. Family <i>Reineckeiidae</i>	35
<i>Reineckeia quenstedti</i> nom. nov.	36
<i>Reineckeia grossouvrei</i>	37
4.3. Family <i>Perisphinctidae</i>	38
<i>Proplanulites</i> cf. <i>subcuneiformis</i> and cf. <i>fabricatus</i>	38
<i>Proplanulites basileus</i>	38
4.4. Family <i>Cardioceratidae</i>	39
<i>Chamoussetia</i> cf. or aff. <i>phillipsi</i>	39
4.5. Family <i>Kosmoceratidae</i>	40
<i>Kepplerites densicostatus</i>	40
4.6. Family <i>Tulitidae</i>	40
Subfamily <i>Bullatimorphitinae</i> nov.	40
<i>Bullatimorphites</i> aff. <i>praebecquensis</i>	41
Acknowledgments	41
References	41

1. Introduction

The name *Ammonites macrocephalus* SCHLOTHEIM, 1813, is one of the most venerable. Ammonites ascribed to this species were familiar to every collector in Bavaria and Württemberg from the earliest days of palaeontology, even though there were no usable figures before those published by ZIETEN (1830). The importance of these ammonites was acknowledged by v. BUCH (1829) in the first attempt to classify all the forms then known into higher categories of naturally related groups, or families. The "Macrocephali" were one of the nine families he recognized, increased a year later to fourteen (v. BUCH 1832). The taxonomic anomaly in which the numerous species of the single genus *Ammonites* were distributed over so many families was resolved in the case of the "Macrocephali" by ZITTEL (1884), who founded the genus *Macrocephalites* much as we use it today. Finally, the "Macrocephali" were formally ratified as a family *Macrocephalitidae*, based on a valid type genus according to the

Rules of Nomenclature, by SALFELD (1921). SCHLOTHEIM's species is therefore central to an important area of ammonite taxonomy.

The value of the "Macrocephali" as guide-fossils ("Leitmuscheln" of v. BUCH, 1839), characteristic of a sharply defined horizon near the top of the Brown Jura, was pointed out by QUENSTEDT (1843: 359). He refers explicitly to the "Macrocephalus-schicht", only a few feet thick, recognizable everywhere from the Rhine to the Nördlinger Ries, and hence of great stratigraphical value. It was the first of many similar formational names subsequently introduced in various parts of Germany and elsewhere, such as "Macrocephalen-Bank", "Macrocephalen-Oolith" etc. (see e. g. WESTERMANN, 1967). Lastly, SCHLOTHEIM's species found a place as index-fossil in the first attempts at a general chronostratigraphic classification of the Jurassic rocks of Europa by D'ORBIGNY (1850: 600 et seq.) and OPPEL (1856–58). Adopting the "étages" of D'ORBIGNY as major divisions of the "Juraformation" (the Jurassic System of today), OPPEL subdivided the "Kellowaygruppe" ("l'étage Callovien" of D'ORBIGNY) further into three zones (p. 506): "Zone des *Amm. macrocephalus*" (lowest); "Zone des *Amm. anceps*"; and "Zone des *Amm. athleta*" (highest). These three zones correspond quite closely to our Lower, Middle and Upper Callovian Substages of today. Each of these was in turn subdivided further, but there remained both a restricted Macrocephalus Zone and a Macrocephalus Subzone in the standard chronostratigraphical zonal scale currently in use for the Northwest-European Province, which in the Callovian includes all of extra-alpine Germany and Switzerland. SCHLOTHEIM's species is therefore also of great importance in stratigraphy, both as guide-fossil and as zonal index.

Since OPPEL's time there has been great progress, and it seems that we may now be in sight of the limits to what is achievable. The history of *Amm. macrocephalus* both in systematics and its use in stratigraphy is complicated. It illustrates almost all the principles of zoological classification, zoological nomenclature, biostratigraphy and chronostratigraphy. It provides therefore classic examples of the importance of these principles and the need for their proper understanding.

Palaeontologically, to be able to claim that our knowledge of an ammonite species such as *Macrocephalites macrocephalus* is complete, it has to-day to fulfil four requirements.

Firstly, it has to have a typological definition, i. e. a type specimen. Choice of this, if not clear from the original definition, is regulated by the International Code of Zoological Nomenclature (1985).

Secondly, we have to have an assemblage of topotypes — specimens from precisely the same faunal horizon and locality as the type — to map out the morphological and ontogenetic variability of the fossil species, including its possible dimorphism. We then assume that such an assemblage approximates to what had been an isochronous, instantaneous biospecies. This delimits what is sometimes called the horizontal extent of the species.

Thirdly, we have to have a stratigraphical succession of such assemblages to see how the species changed with time. This establishes the vertical extent or range, and hence temporal duration, of the chronospecies.

Fourthly, we need to know the geographical extent of the species in at least its type horizon, to be able to identify possible endemisms in faunal provinces, and hence geographical subspecies, races or local populations. This requirement is always by far the most difficult to meet because of the incompleteness of the geolo-

gical record. It is however important only in detailed studies of evolutionary systematics, and need not concern us further here.

Stratigraphically, we are interested in refining the time-resolution of the geological record through the biostratigraphy of the guide-fossils, here the ammonites, whose correlations over useful distances transcend local variations of lithology and palaeoecology. There are two tasks. The first is to characterize as many distinguishable faunal horizons as possible, no matter how local (QUENSTEDT 1843). The second is to arrange these in stratigraphical order and to construct from them a standard chronostratigraphical scale of Stages, Zones and Subzones that may be used as a standard of reference in dating rocks regionally and internationally (OPPEL 1856–58). For a recent review of principles and methods see CALLOMON 1985a. Such a scale is refined by successive subdivision. To give an idea of the progress achieved since OPPEL's time, the number of Zones, the finest subdivisions he used, in his great tables of 1858 (§ 119–20, nos. 63, 64) was 33. Today the standard zonations of the region he considered divide the Jurassic into about 76 Zones and 155 Subzones. The number of distinguishable faunal ammonite horizons recognizable more locally is over 500. This gives us time-resolutions of the order of 100 000 years.

To define fully a standard chronostratigraphic unit requires three separate steps.

The first is the identification of the characteristic assemblages of guide-fossils and their horizons ("... jeglicher Horizont, der an einem Orte durch eine Anzahl für ihn constanter Species markirt wird, auch in der entferntesten Gegend... wieder zu finden sei. Diese Aufgabe ist zwar eine schwierige [*sic*]... " – OPPEL 1856: 3).

The second step is the typological definition of the unit in terms of its boundaries by means of markers in selected type sections, the boundary stratotypes. In a stan-



Fig. 1. Map of the Swabian Alb (shaded), SW-Germany, with the Ipf near Bopfingen.

dard scale, units are defined by their bases. Their tops are automatically defined by the bases of the next higher units in the scale.

The third step in defining a standard Zone is the selection of one of the guide-fossils as name-giving index species. The index may but need not be particularly characteristic of the Zone. Neither need its range coincide with that of its nominal Zone, nor need it even be restricted to it. Its only function is to name the stratigraphical unit (cf. OPPEL 1858: 813). But it should at least occur in its Zone: hence, to be certain, its type should have come from its nominal Zone. That this need not be automatically the case follows from the foregoing notes in cases in which the type locality of the index species is not the same as the type locality of its nominal Zone. As we shall see below, the case of *Amm. macrocephalus* and the Macrocephalus Zone provides an excellent example.

What, then, is the current position of the Macrocephalus Zone? Systematically, after much turbulence our understanding of the species *Macrocephalites macrocephalus* has progressed to the point at which we have an unambiguous type specimen (ICZN Opinion 1275, 1984). But until now we knew neither exactly from where it came, other than that it was probably somewhere near the border of Württemberg and Bavaria; nor from what horizon it came, other than that it was the "Macrocephalen-Oolith"; nor what its biospecies as a whole looked like. Stratigraphically, to-day's residue of OPPEL's original Macrocephalus Zone had become the basal Subzone of the Lower Callovian by a process of successive elimination of the other parts by subdivision, rather than one of successively more precise stratigraphical characterization of the type horizon of the index species. The question, finally, whether *M. macrocephalus* really does occur in its modern, restricted Macrocephalus Zone and Subzone could not be answered without new evidence.

New evidence has now come to light. For the first time the type locality and type horizon of *M. macrocephalus* have been discovered. They are near the Ipf, overlooking the town of Bopfingen, within the shattered western margin of the Ries impact crater, and a famous source of fossils already in QUENSTEDT's time. Temporary sections during road-widening have yielded rich collections bed by bed, including many topotypes showing the full range of variability of the species at all stages of growth. Ancillary faunal elements belonging to other groups make it possible to correlate the faunal horizon of *M. macrocephalus* with sequences elsewhere. They show that it lies at a level somewhere already well into the Koenigi Zone. The type horizon of *M. macrocephalus* does not lie in the Macrocephalus Zone of the currently standard zonation but above it. Zonal nomenclature has therefore to be modified.

2. Stratigraphy of the "Macrocephalen-Oolith" at the Ipf

The Ipf lies at the northeastern end of the Swabian Alb (Fig. 1). It is a prominent outlier of thick Upper Jurassic limestones, White Jura, north of Bopfingen. The "Macrocephalen-Oolith"*) (Fig. 2) is the highest of the subsidiary, harder

*) There should be no confusion between the term '-Oolith' as used in English and German texts. In German, it refers to a facies, lithology or bed, translated into English as 'oolite'. In English, it signifies the ooids themselves that make up or are scattered through the rock. The inverted commas used here to mark this distinction will be dropped in the subsequent text.



Fig. 2. Artificial outcrop of the Macrocephalen-Oolith during constructional works on the road from Bopfingen to Kirchheim am Ries in 1986. The hammer-head rests on the upper surface of bed 6.

members within the underlying, predominantly argillaceous and ferruginous Brown Jura. This weathers into more gently undulating terrain with fertile soils and there are almost no natural exposures. Exposures of the Macrocephalen-Oolith were uncommon. The area was however well known as a source of *Macrocephalites* and other ammonites since the earliest days. It was consistently referred to by QUENSTEDT and OPPEL as the "Nipf" and is the source of some other important Lower Callovian guide-fossils, including syntypes of *Amm. [Reineckeia] rehmanni* OPPEL, 1857 and the lectotype of *Amm. [Reineckeia] anceps franconicus* QUENSTEDT, 1886 (non SCHLOTHEIM, 1813).

The area was mapped in detail by ALFRED BENTZ (1924) in his doctoral dissertation. He described the stratigraphy and recorded a number of sections through the Macrocephalen-Oolith (VI–VIII, p. 39–42). These agree well with the new description given below, but his faunal lists are so brief and general that they contribute little of use to-day.

New exposures came to light in 1986 during constructional works on the road from Bopfingen to Kirchheim am Ries, along the eastern lower slopes of the Ipf. They included shallow cuttings through the whole of the Macrocephalen-Oolith which could be augmented by carefully controlled hand-excavations carried out over several days by the staff of the Stuttgarter Museum. Some 200 ammonites were collected bed by bed, the majority coming from the stratigraphically important bed 5. The preservation is often rather poor or fragmentary. Although this is due in large measure to weathering in the shallow exposures, some of it reflects a degree of reworking during sedimentation. The states of preservation and matrices are however characteristic of individual beds, and hence additional material in old collec-

tions in Stuttgart, particularly in one by the late D. SCHWARZ of Bopfingen-Oberdorf donated in 1982, could be satisfactorily assigned to its correct horizons in the section.

2.1. The section

The succession is shown diagrammatically in Fig. 3. The following abbreviations are used in the description of the section:

SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart;

GPIT: Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen.

M: macroconch, m: microconch, ammonite dimorphs.

Names in faunal lists are mostly morphospecific.

From above:

? Middle Callovian

Bed 1. Ornaten-Ton: silty clays, weathered light brown, seen to ca. 0.5 m. Ammonites preserved as crushed moulds.

Hecticoceras (*Putealicer*) sp.

Perisphinctids

Lower Callovian

Beds 2–7. Macrocephalen-Oolith: marly, ferruginous oolitic limestones and iron-oolitic marls in several courses. The ooliths are of variable size, unsorted, larger and darker than in the Varians-Oolith below, and concentrated in pockets by bioturbation, set in a matrix that is grey when fresh, weathering beige. Ammonites are the commonest body-fossils, preserved with shell in the limestones and as steinkerns in the marls. The total thickness of 1.35 m is greater than that recorded south and west of the Ip (BENZ 1924). The following ammonites were obtained:

Bed 2a:

Macrocephalites (*Macr.*) *uhligi* LEMOINE sensu JEANNET [M]

Homoeoplanulites (*Parachoffatia*) sp. [M]

Hecticoceras cf. *proximum* ELMI [M]

Bed 2b:

Macrocephalites (*Macr.*) *uhligi* LEMOINE sensu JEANNET [M]

Macrocephalites (*Pleurocephalites*) sp. [m]

Reineckeia sp. [M]

Bed 3:

Macrocephalites (*Macr.*) *dicosmus* (GEMM.) [M]

Kepplerites (*Gowericeras*) *indigestus* (BUCKMAN) sensu PAGE 1988 [M]

Bed 4:

Macrocephalites (?*Indocephalites*) aff. *sphaericus* (GREIFF-ROLLIER MS) JEANNET 1955 [M]

Homoeoplanulites (*Homoeopl.*) sp. [m]

Oxycerites subcostarius (OPPEL) [M]

Bed 5:

Macrocephalites (*Macr.*) *macrocephalus* (SCHLOTH.) [M]

(Pls. 1–4)

Macrocephalites (*Pleurocephalites*) aff. *folliiformis* BUCKMAN [m]

(Pl. 5, fig. 1)

= m of *Macrocephalites macrocephalus*

Macrocephalites (?*Indocephalites*) sp. [M]

Reineckeia quenstedti nom. nov. pro *Reineckeia franconica*

(Pl. 6, fig. 1)

(QUENST., non SCHLOTH.) [M] (= *Reineckeia rehmanni* (OPPEL), subj.)

Reineckeia grossouvrei PETITCL. sensu CARIOU [M]

(Pl. 6, fig. 2)

Proplanulites (*Propl.*) cf. *subcuneiformis* BUCKMAN [m]

(Pl. 2, fig. 2)

Proplanulites (*Propl.*) cf. *fabricatus* BUCKMAN [m]

(Pl. 2, fig. 3)

Proplanulites (*Crassiplanulites*) *basileus* BUCKMAN [M]

(Pl. 9, fig. 2)

Bullatimorphites (*Kheraicer*) aff. *prahecquensis* PETITCL.

(Pl. 3, fig. 4)

Bomburites (*Bombur.*) *bombur* (OPPEL) [m]

Chamoussetia cf. or aff. *phillipsi* CALLOMON & WRIGHT

(Pl. 4, fig. 3)

(= *Amm. lenticularis* PHILLIPS, non YOUNG & BIRD) [M]

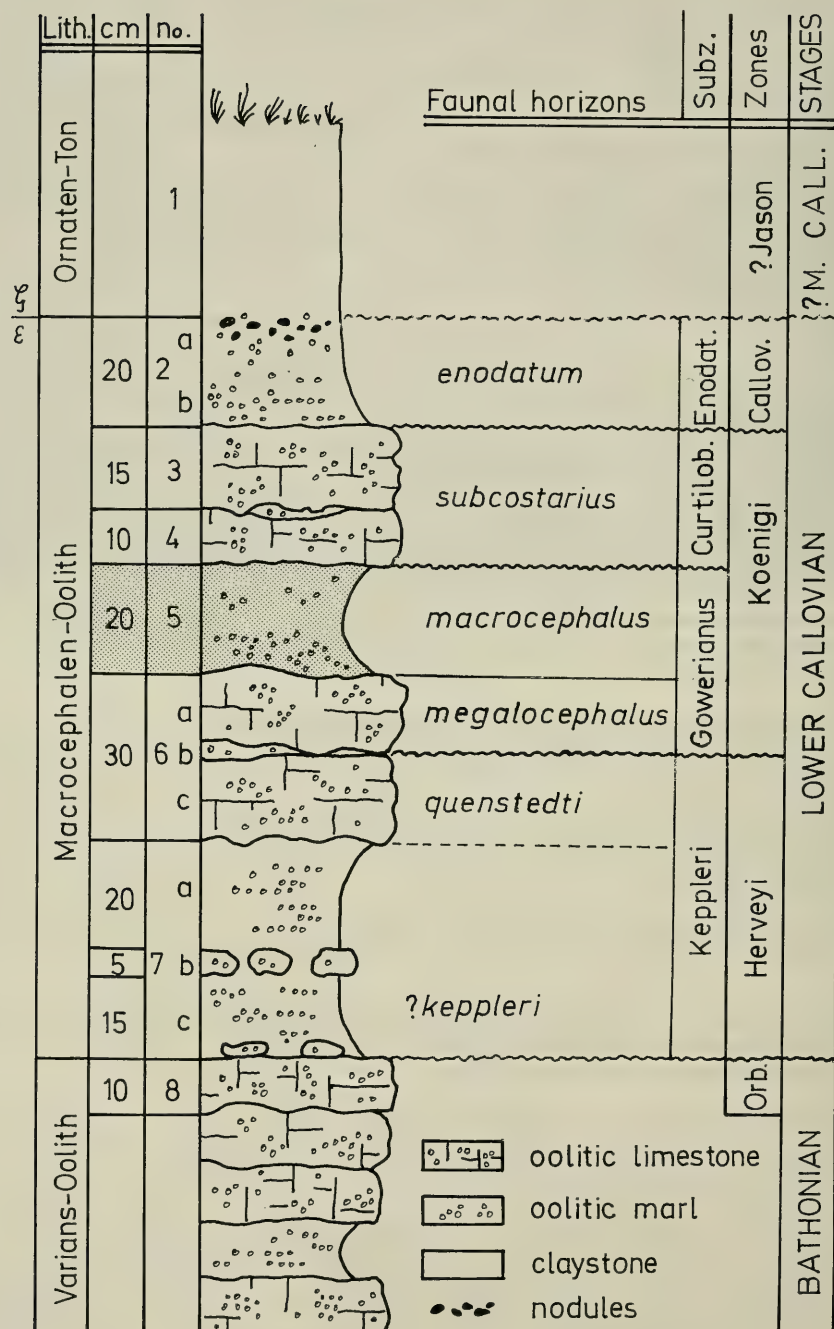


Fig. 3. Lithostratigraphy and chronostratigraphy of the "Macrocephalen-Oolith" (mainly Lower Callovian; Brown Jura epsilon). Section from the eastern slope of the Ipfl between Kirchheim am Ries and Bopfingen. The bed of the *macrocephalus* horizon is shaded.

<i>Kepplerites</i> (<i>Gowericeras</i>) <i>densicostatus</i> TINTANT [M]	(Pl. 7, fig. 1)
<i>Homoeoplanulites</i> (<i>Parachoffatia</i>) aff. <i>funatus</i> (OPPEL) [M]	(Pl. 5, fig. 2)
<i>Homoeoplanulites</i> (<i>Homoeopl.</i>) aff. <i>furculus</i> (NEUMAYR) [m]	(Pl. 7, fig. 2)
<i>Indosphinctes</i> (<i>Ind.</i>) aff. <i>spirorbis</i> (NEUMAYR) [M]	(Pl. 8, fig. 2)
<i>Indosphinctes</i> (<i>Ind.</i>) sp. nov. [M]	(Pl. 9, fig. 1)
<i>Indosphinctes</i> (<i>Elatmites</i>) sp. [m]	
<i>Choffatia</i> (<i>Subgrossouvria</i>) <i>recuperoi</i> (GEMM.) [M]	(Pl. 8, fig. 1)
<i>Choffatia</i> (? <i>Grossouvria</i>) sp. [m]	
<i>Paroxycerites subdiscus</i> (D'ORB.) [M]	(Pl. 6, fig. 3)
<i>Oxycerites</i> sp. [M]	
<i>Chanasia</i> (<i>Jeanneticeras</i>) sp. [m]	

Bed 6a:

<i>Macrocephalites</i> (? <i>Indocephalites</i>) <i>megalocephalus</i> CALL., DIETL & NIEDERH. [M]	
<i>Kepplerites</i> (<i>Gowericeras</i>) aff. <i>metorchus</i> BUCKMAN [M]	
<i>Proplanulites</i> (<i>Propl.</i>) aff. <i>subcuneiformis</i> BUCKMAN [m]	
<i>Choffatia</i> (<i>Subgrossouvria</i>) sp. [M]	
<i>Indosphinctes</i> (<i>Ind.</i>) sp. [M]	
<i>Homoeoplanulites</i> (<i>Parachoffatia</i>) <i>funatus</i> (OPPEL) [M]	
<i>Homoeoplanulites</i> (<i>Homoeopl.</i>) aff. <i>furculus</i> (NEUMAYR) [m]	
<i>Bullatimorphites</i> (<i>Kheraicerases</i>) <i>prahecuensis</i> s. s. (PETITCL.) [M]	

Bed 6c:

<i>Cadoceras quenstedti</i> SPATH (coll. V. DIETZE, Aalen; cast in SMNS) [M]	
--	--

Bed 7a-c:

<i>Macrocephalites</i> (<i>Macr.</i>) <i>jacquoti</i> (H. DOUV.) [M]	
<i>Bullatimorphites</i> (<i>Kheraicerases</i>) <i>hannoveranus</i> (J. ROEM.) [M]	
<i>Homoeoplanulites</i> (<i>Parachoffatia</i>) <i>arkelli</i> MANG. [M]	
<i>Homoeoplanulites</i> (<i>Homoeopl.</i>) <i>homoeomorphus</i> BUCKMAN [m]	
<i>Oxycerites orbis</i> (GIEBEL) [M]	
? <i>Chanasia</i> (<i>Jeanneticeras</i>) sp. [m]	

Upper Bathonian

Bed 8. Varians-Oolith: limestone, marly, ferruginous, reddish brown when fresh, with fine-grained light brown ironshot ooliths.

Only the top bed of the Varians-Oolith was examined. It is sparsely fossiliferous, as elsewhere, and was not searched further for ammonites on this occasion. It had been examined previously in 1981 in yet another temporary excavation at nearby Bopfinger-Oberdorf (DIETL 1982) that exposed the whole of the Bathonian (0.75 m) and much of the Upper Bajocian, including the type horizon of *Oxycerites aspidoides* (OPPEL). The Varians-Oolith yielded *Oxycerites orbis*, confirming earlier records by BENTZ (1924) and HAHN (1968).

2.2. Ammonite faunal horizons

The ammonite biostratigraphy of the Lower Callovian at the Ipf has the same character as that elsewhere in the Swabian and Franconian Alb. The lithological sequence is one of sharply defined beds, sometimes very thin, often bounded by lithological discontinuities, bedding-planes or even hardgrounds that can represent considerable non-sequences, and characterized by distinguishable ammonite faunal assemblages. These assemblages cannot be stratigraphically further subdivided within a bed and may or may not show independent evidence of condensation, such as erosion, corrosion or phosphatization. Most frequently their homogeneity suggests that condensation, although probably present, was not important, i. e. that the assemblages may be treated to a good approximation as isochronous. The biostratigraphical sequence is therefore one of characteristic faunal horizons that represent the limits of time-resolution that can be achieved by means of fossils. Many of these

horizons can be followed over considerable distances and form the basis of correlation. The succession that has been pieced together in the Upper Bathonian — Lower Callovian of the southwestern and central Swabian Alb (CALLOMON, DIETL & NIEDERHÖFER 1989) is as follows. From above:

- Horizon of *Oxycerites subcostarius*
- Horizon of *Macrocephalites macrocephalus*
- Horizon of *Macrocephalites megalcephalus*
- Horizon of *Kepplerites toricellii*
- Horizon of *Macrocephalites* cf. *kamptus*
- Horizon of *Cadoceras suevicum*
- Horizon of *Cadoceras quenstedti*
- Horizon of *Kepplerites keppleri*
- Horizon of *Clydoniceras discus*
- Horizon of *Clydoniceras hollandi*
- Horizon of *Oxycerites orbis*

The ammonites collected at the Ipf indicate the following faunal horizons, in ascending order.

Bed 8 of the Varians-Oolith represents the *orbis* horizon (DIETL, 1982, Fig. 1, bed 6), much as it is developed from the Wutach, at the southwestern end of the Swabian Alb (CALLOMON et al. 1989), to Sengenthal in the Franconian Alb (DIETL & CALLOMON 1988). Its age is early Upper Bathonian, Orbis Zone.

Beds 7a–c cannot at present be unequivocally assigned on the basis of the limited material available. All the specimens found could as well have come from the Upper Bathonian Discus Zone as from the basal Callovian *keppleri* horizon. To distinguish these would need either some of the diagnostic but relatively rare forms such as *Kepplerites* or *Clydoniceras*, or more abundant assemblages of e.g. the perisphinctids that would then differ in ranges of morphological variability. Regional experience strongly suggests, however, that bed 7 represents the *keppleri* horizon. The *hollandi* horizon has so far been clearly characterized only in the Wutach area (CALLOMON et al. 1989). Indications of the presence of a *discus* horizon have been known for some time in the region of the Zollernalb in the central Swabian Alb (cf. RIEBER 1961, DIETL 1982, p. 12), and its presumed position there at the top of the Orbis-Oolith (formerly Aspidoides-Oolith), immediately below the *keppleri* horizon, has been confirmed (to be published). But its development is also only very local. In contrast, the *keppleri* horizon has been widely recognized, from Liesberg in the Jura Bernois, via its type area near Balingen, the type area of *K. keppleri* near Reutlingen, as far as Sengenthal in Franconia. We assume therefore that bed 7 does represent the *keppleri* horizon and that the absence of the index-species is due to collection failure.

Bed 6c is firmly assigned to the *quenstedti* horizon. The *Cadoceras* from it is unmistakable.

Bed 6b, which is little more than a marly parting that has yielded no ammonites, marks a major non-sequence spanning at least the three horizons falling into it further south.

Bed 6a is assignable to the *megalcephalus* horizon (index *Macrocephalites megalcephalus* nom. nov. CALL., DIETL & NIEDERH. 1989 pro *Amm. macrocephalus rotundus* QUENSTEDT, 1846, non SOWERBY 1821; including QUENSTEDT 1886, pl. 76, fig. 13, from the Ipf). It is indicated by the large *Macrocephalites*, and the true *Bullatimorphites prahecquensis* associated with an early *Proplanulites*.

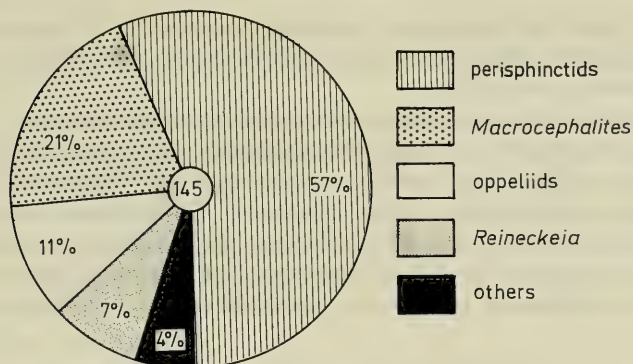


Fig. 4. Diagram of ammonite distribution within bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen.

Bed 5, the *macrocephalus* horizon, is the most fossiliferous bed in the section. A count of the identifiable specimens gives the following composition:

Pseudoperisphinctinae	<i>Choffatia</i> etc.	80
Macrocephalitinae	<i>Macrocephalites</i>	56
Oppeliinae	<i>Oxycerites</i> etc.	15
Reineckeidae	<i>Reineckeia</i>	10
Tulitidae	<i>Bullatimorphites</i>	2
Kosmoceratidae	<i>Kepplerites</i>	3
Proplanulitidae	<i>Proplanulites</i>	1
Cadoceratidae	<i>Chamousetia</i>	1

This is shown diagrammatically in Fig. 4. The fauna is predominantly Submediterranean in character, but the minority of Subboreal elements is of great importance for correlation. The morphological variabilities within each of the two abundant subfamilies smoothly intergrade and the assemblage of *Macrocephalites* contains almost no variants also known from other previously characterized Swabian faunal horizons. The conclusion is that although some condensation cannot be ruled out – it hardly ever can – it is here effectively not important and the assemblage characterizes an individual faunal horizon previously unrecognized in the Swabo-Franconian Lower Callovian. It was already briefly described in a previous review (CALLOMON, DIETL & NIEDERHÖFER 1989: 10). But its greatest interest lies in that it is without doubt the type horizon of *Amm. macrocephalus* SCHLOTHEIM as represented by the neotype (CALLOMON 1971). It has yielded specimens that agree with the neotype in minute detail (see Pl. 1), both in morphology and the rather characteristic lithology and preservation. The species can now be fully characterized and is described in the systematic section below. The consequences for stratigraphical nomenclature are also discussed. It is one of the ironies of history that the precise horizon of one of the earliest index-species in standard stratigraphy should have been one of the last to be discovered.

Beds 3–4 together represent the *subcostarius* horizon. Its faunas are currently under closer study in the southwestern Alb, around Geisingen and Blumberg-Zollhaus where it is particularly well developed (NIEDERHÖFER, in prep.). The diagnostic elements found at the Ipf are *Kepplerites indigestus* sensu PAGE (1988), *Oxycerites subcostarius* (OPPEL) and *Macrocephalites dicosmus* (GEMMELLARO, 1873: holotype

Pl. 2, fig. 5), relatively abundant, a macroconch probably closely related to, if not exactly coupled with, *Macrocephalites gracilis* (SPATH), a microconch, index of the Submediterranean Gracilis Zone.

Bed 2 represents the *enodatum* horizon. The ammonite fauna of this horizon is not very rich. *Macrocephalites uhligi* LEMOINE sensu JEANNET and *Hecticoceras* cf. *proximum* ELMI indicate the Enodatum Subzone of the Calloviense Zone.

Bed 1 is the lowest member of the Ornatenton, of which only the basal part was preserved in the sections. A sharp lithological break is accompanied by an abrupt change in the ammonite faunas. *Hecticoceras* (*Putealicerus*) indicates the Middle Callovian, but the limited and poorly preserved material rules out more precise assignments.

2.3. Ages and correlations

The standard chronostratigraphy of the Lower Callovian has recently been revised. Faunal provincialism of the ammonites leads to the recognition of two major faunal provinces in Europe. Their faunal successions are so different that each has to be given its own separate standard zonal classification. The Subboreal Province is typified by Britain, Normandy and northern Germany and extends eastwards through Poland as far as Trans-Caspia and the northern Caucasus. The Submediterranean Province is typified by the Aquitaine and Rhodanean Basins of western and southern France (CARIOU 1984, 1985) and includes Spain, Sicily, Hungary and the Balkans. The position of Franconia, Swabia and the northern Jura is intermediate, in the region of provincial overlap, tending in its affinities now more to the one, now more to the other of the two provinces. In deciding which standard zonation to adopt, what matters is the precision with which faunal horizons can be correlated with the standards. For this purpose some elements of the faunas are often much more important than others, irrespective of their relative abundances. This has turned out to be the case in the Swabian Callovian, and the standard zonation chosen is that of the Subboreal Province despite the fact that the major proportion of the ammonites at almost all levels is submediterranean in character.

The currently standard chronozonation of the subboreal Lower Callovian is shown in Fig. 5 (chapter 3 below) and the zonal and subzonal assignments of the succession at the Ipfl are included in Fig. 3. The only horizon whose correlation calls for comment here is the previously unrecognized *macrocephalus* horizon, bed 5. The evidence from Swabia establishes only its relative position; above the *megalocephalus* horizon and below the *subcostarius* horizon.

The correlation of the *megalocephalus* horizon with some level in the Koenigi Zone of the Subboreal standard is based on the occurrence in it in Swabia of *Proplanulites* and *Kepplerites* (*Gowericeras*) aff. *metorchus*. In Britain the abrupt first occurrence together of *Proplanulites* and *Kepplerites* (*Gowericeras*) characterizes the base of the Koenigi Zone. In Swabia, the *megalocephalus* horizon lies either immediately above a non-sequence or above the *toricelli* horizon which contains the earliest Swabian *Kepplerites* (*Gowericeras*). The species of *Gowericeras* found in the *megalocephalus* horizon is not identical with the earliest English species (*Gow. metorchus*). *Kepplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* is also very close. It is not certain, therefore, whether the *megalocephalus* horizon lies at exactly the level of the first occurrence of *Kepplerites* (*Gowericeras*) in Britain, but it cannot be far off. Correlation with the Submediterranean standard depends on the occurrence of *Bullatimor-*

phites prahequensis (PETITCLERC). In western France this marks the *prahequensis* horizon, the higher of only two horizons so far distinguished there in the lowest, Bullatus Zone.

Correlation of the *subcostarius* horizon with the Subboreal standard is somewhat more tenuous. Indirectly, the *subcostarius* horizon of Swabia has elements in common with the *laugieri* horizon of western France, which has been correlated with the lower Calloviense Zone (CARIOU, 1985). But the *Keplerites* (*Gowericeras*) *indigestus* from the Ipſ indicates the upper Curtilobus Subzone of the Koenigi Zone directly. This suggests still the Koenigi Zone. Together, therefore, the evidence of the faunal horizons below and above it place the *macrocephalus* horizon firmly somewhere in the Koenigi Zone.

Direct evidence comes from the fauna of bed 5 itself. The *Keplerites* (*Gowericeras*) *densicostatus* in it is characteristic of a faunal horizon well known from Poix in the Ardennes (CORROY, 1932: 32). The *Keplerites* from this locality were figured by TINTANT (1963, pls. 12, 13, 15). They constitute a homogeneous assemblage that is close to, but differs consistently in details of coiling and sculpture from, those both of *Keplerites* (*Gowericeras*) *metorchus* BUCKMAN and *Keplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* (SOWERBY), which occur in horizons VIII and IX of the British Gowerianus Subzone respectively (CALLOMON, DIETL & PAGE 1989 and CALLOMON, DIETL & NIEDERHÖFER 1989, tab. 1, p. 6 – “XIII”, in error). One of them (TINTANT, pl. 15, figs. 1a, b) was made type of a new subspecies *Keplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus densicostatus*, and if we interpret this in the sense of chronosubspecies, or transient, of *Gowericeras*, the name may be used to label the faunal assemblage as a whole and its horizon as the *densicostatus* horizon. The specimens from the *macrocephalus* horizon of the Ipſ fall most readily into the range of variability of *Keplerites* (*Gowericeras*) *densicostatus*, suggesting that the two horizons are very close in age, even if not identical.

The numerous *Proplanulites* from Poix figured by CORROY match those of horizons VIII and IX (CALLOMON et al. 1989: tab. 1; PAGE 1990)) of the Gowerianus Subzone exactly. So do the specimens from the Ipſ, although not much weight should be put on this. Similarly, some of the early forms of *Indosphinctes* from the Ipſ can be matched with forms from Poix. Both the *macrocephalus* horizon at the Ipſ and the *densicostatus* fauna have also yielded each a *Chamoussetia*. A recent revision of this genus in Britain has shown that it occurs there at two distinct levels. The form from Poix (CORROY, pl. 11, figs. 3, 4) matches the English forms from the lower level, which is immediately above the main level of the *metorchus* horizon, lower Gowerianus Subzone in England. The form from the Ipſ is too small to identify closely (see chapter 4 below) and could be from either level, or inbetween.

Finally, *Macrocephalites* itself. This genus is relatively common in the English lower Koenigi Zone at one as yet not closely identified level in the beds collectively placed in the *metorchus* horizon. The fauna at this level consists of *Macrocephalites* (*Pleurocephalites*) *lophopleurus* BUCKMAN (including *folliiformis* BUCKMAN, *liberalis* BUCKMAN and numerous other variants). The problem is that the English material consists almost wholly of microconchs (as do the specimens known from Poix), whereas the Swabian collections are made up predominantly of macroconchs. Close comparisons are therefore difficult. Although doubtlessly fairly close to *M. macrocephalus*, there are consistent and significant differences. English *Pleurocephalites* are similarly close to but distinct from the microconchs of the *megalcephalus* horizon.

Other than at this *lophopleurus* level, *Macrocephalites* is rare in the Koenigi Zone in Britain. One specimen has however been found (K. N. PAGE coll.) that seems truly to belong to *M. macrocephalus* (see below). It came from a concretion in beds assigned to the *gowerianus* horizon.

In summary, the position of the *macrocephalus* horizon is firmly in the Koenigi Zone, almost certainly still in the Gowerianus Subzone, and then most probably in the upper part.

Elsewhere in Swabia the *macrocephalus* horizon has yet to be firmly identified. There are indications of its presence in the Wutach area in the form of occasional specimens very close to *M. macrocephalus* in old collections, notably that of SCHALCH in Schaffhausen. Its presence in Lower Saxony has recently been reported by E. MÖNNIG (1989, p. 105; Ziegelei Temme, Hildesheim, old pit, bed 4, p. 63; ? new pit, bed 9, p. 69). Unfortunately it is represented there by only a layer of more or less remanié concretions immediately below a major non-sequence leading straight into the Jason Zone and adds nothing to general correlations.

3. The nomenclature of the *Macrocephalus* Zone

The evolution of the zonal classification of the Lower Callovian Substage is summarized in Fig. 5.

3.1. OPPEL's Zonation and his Zone of *Ammonites macrocephalus*

D'ORBIGNY's "6^e. Étage Callovien" (1850, p. 608) was first subdivided by OPPEL (1857, p. 503). He divided it into three Zones: the Zone of *Amm. athleta* (upper), the Zone of *Amm. anceps* (middle), and the Zone of *Amm. macrocephalus* (lower part of the Callovian Stage).

There has been much debate as to the exact meaning of OPPEL's "Zones", but there can no longer be much doubt that they were what to-day we call standard chronozones, that this is what they were meant to be from the beginning, and that it is what most authors have always taken them to be, even if not in so many words. The indications are after all quite clear already in OPPEL's own text and tables. Jurassic rocks are classified according to their ages, irrespective of their lithologies etc. Stages are continuous, serial subdivisions of the Jurassic System ("Juraformation"), without gaps or overlaps. Zones are similarly subdivisions of Stages, and Stages are groupings of Zones. Every piece of rock therefore belongs uniquely to one or other Zone, even if in practice we cannot always determine which; and the boundaries between Zones are therefore time-planes — which is what the horizontal lines in any of the innumerable tables of zonal classifications that have been published signify, including OPPEL's. Where the boundaries should be drawn was determined by the fossils in the rocks — their biostratigraphies — in such ways that would optimize the ability to recognize the Zones as widely as possible. The primary task was the identification of those fossils that were reliable zonal indicators, as opposed to those that were not. They are the guide fossils, and their enumeration takes up a large part of OPPEL's book.

To be able to recognize a Zone as widely as possible it is obviously desirable not to have to rely on the presence or absence of a single guide-fossil, but to have recourse to any of a whole group of guide-fossils. OPPEL's Zones were therefore based on assemblages of characteristic fossils, which he listed. All they had in common was

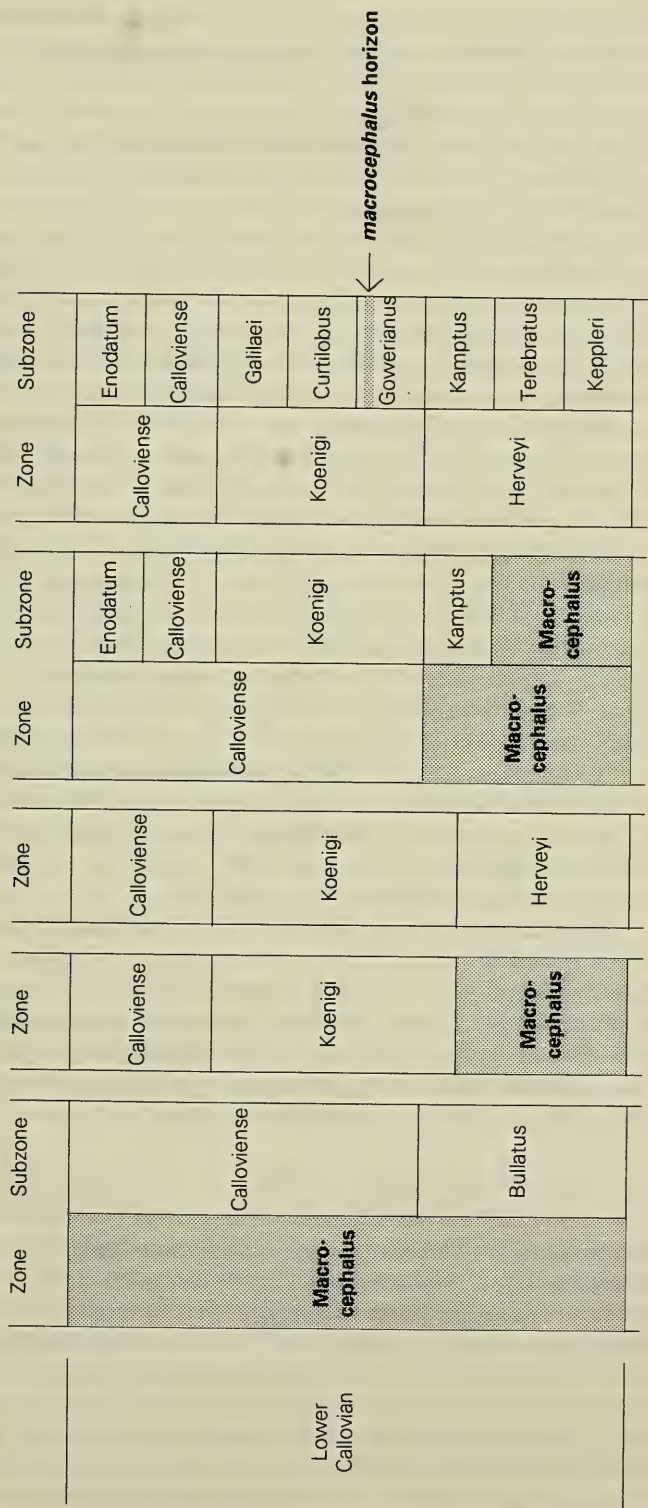


Fig. 5. The currently standard chronozonation of the subboreal Lower Callovian in comparison with older zonal classifications.

that, to the best of OPPEL's knowledge, they occurred within those of his Zones for which he listed them. This did not imply that the limits of the ranges of all the species in a characteristic zonal assemblage had to coincide with the zonal boundaries, that these boundaries had to represent what to-day we call horizons of first and last appearances. Known ranges change all the time, and no-one more than OPPEL himself regretted the limitations put on his ability to correlate formations by the incomplete state of knowledge of the ranges of species.

Nomenclature: just as the Stages, so the Zones have to be given names. OPPEL decided to retain D'ORBIGNY's convention of naming Stages after places. For cogent reasons (p. 813), he decided after considering the alternatives to name his Zones each after "one of its more important species" of guide-fossils. But he did not explain what he meant by "important", and this has been the major cause of subsequent confusion. As knowledge grew of the ranges of individual species, both stratigraphical and geographical, so one species became more "important" than another, and authors felt compelled to modify their zonal classifications accordingly. In the limit, stratigraphical classification became that of single-species range biozones, which is subjective, depending on the zoological interpretation of the species, and varies from place to place, depending on facies and biogeography. Such a classification defeats the whole purpose of OPPEL's work, which was to provide a permanent regional standard. He himself stressed that the sole function of the species selected to name the Zones was nomenclatorial. To-day we express this function by distinguishing between the use of species as guide-fossils and as index-species.

A zonal index-species should be a member of the characteristic assemblage of zonal guide-fossils, i. e. occur in its nominal Zone, but need be neither the commonest member nor the most widely used in correlation, as the examples discussed above, in the *megalocephalus* and *macrocephalus* horizons, illustrate. How often is *Gregoryceras transversarium* used to recognize OPPEL's Transversarium Zone? Although a reliable guide-fossil, it is also one of the rarest in the assemblage. But it is certainly the most striking, the most easily identified.

Given this restricted function, there can be only two reasons for changing the index species of a standard Zone. The first is that the species has been misidentified. A recent example (DIETL 1982) is that of *Oxycerites aspidoides* (OPPEL), index of the Upper Bathonian Aspidoides Zone, which had been confused with homoeomorphic *Oxycerites orbis* (GIEBEL). The second is that the index species, although correctly identified, does not occur in what to-day is the Zone named after it. This has now been found to be the case in the Macrocephalus Zone.

3.2. The Macrocephalus Zone in a restricted sense

The zonal classification of the Callovian has evolved by subdivision. OPPEL's Macrocephalus Zone as a whole has become synonymous with the Lower Callovian Substage. The first to discern the possibility of further subdivision was OPPEL himself. He had noticed during his travels in England that the upper part of the beds that he had, correctly, put as the equivalents of the "Schichten des *Amm. macrocephalus*" in Swabia contained ammonites not known in Swabia, including *Amm. calloviensis*, and that vice versa the Macrocephalus-Schichten of Swabia contained some unknown in England, including *Amm. bullatus*. He therefore tentatively referred to a possible two-fold subdivision of the Zone of *Amm. macrocephalus* into Subzones (p. 504) or Horizons (*sic*, p. 507), of *Amm. bullatus* below and *Amm. calloviensis*

above. OPPEL has therefore always been regarded as the author of the Bullatus and Calloviense Zones or Subzones despite the hesitant manner in which he introduced the terms.

The Calloviense Zone was soon firmly adopted in England for the Kellaway Beds, i. e. the upper part of OPPEL's Macrocephalus Zone, by WRIGHT (1872, p. 207), one of the leading Jurassic stratigraphers of the time. He was followed in a comprehensive and authoritative review of the whole of the Jurassic rocks of Britain by WOODWARD (1894, p. 434; 1895, p. 8). The lower part of the original Macrocephalus Zone, represented by part of the Cornbrash, was however not assigned to the Bullatus Zone. The index, *Amm. bullatus*, was (and continues to be) unknown in Britain. Instead, the name Macrocephalus Zone was retained, now in a restricted sense. It certainly yielded *Macrocephalites*, including forms identified at the time as *M. macrocephalus*. The absence of *Amm. bullatus* in Britain and the rarity or absence of *Amm. calloviensis* in southern France are now known to reflect bioprovincial segregation. That the first attempts at zonal refinement of the Lower Callovian were made in Subboreal Britain rather than in Submediterranean France was a historical accident. The Bullatus Subzone was revived as soon as a modern revision of the French Lower Callovian began (CARIOU, ELMI, MANGOLD, THIERRY & TINTANT 1971) and is currently the lowest member of the Submediterranean standard Callovian zonation.

Fig. 5 charts the subsequent history of the Subboreal Lower Callovian. The Koenigi Zone was introduced by BUCKMAN (1913) who retained the Macrocephalus Zone but in an even more restricted sense than that in which WRIGHT had left it. SPATH (1932: 145), in a description of the Bathonian-Callovian deposits of East Greenland, gave without further explanations a summary table of correlations against a zonal scale which is an inconsistent hybrid of old and new. The only noteworthy feature was the appearance of a Herveyi Zone with the same meaning as the restricted Macrocephalus Zone of Buckman. The Macrocephalus Zone was still alluded to in a re-expanded sense, to include both the Koenigi and Herveyi Zones; but whereas the Koenigi Zone was in the Callovian, the Herveyi Zone was placed still in the Bathonian.

New stratigraphic evidence in Britain led to the first comprehensive review (CALLOMON 1955, 1964) of the Lower Callovian since those of BUCKMAN and WRIGHT, which were taken as the starting-point. Additional subdivisions were introduced, but at Subzonal rank. There resulted finally a Macrocephalus Subzone as the basal Subzone of the Callovian, the residue in its most restricted sense of OPPEL's original Macrocephalus Zone.

This was the final product of a process of contraction by elimination based on new stratigraphical evidence. The Macrocephalus Subzone represented simply what was left as the least understood, unrevised part of the British Lower Callovian. In Britain, the ammonites of the Cornbrash were known essentially only from specimens in the museums (BLAKE 1905). Even a detailed biostratigraphic revision by ARKELL served only to establish that *Macrocephalites* was restricted to the highly condensed Upper Cornbrash (DOUGLAS & ARKELL 1928, 1932, 1935; ARKELL 1954). It produced no significant new material. In Swabia, there had been no biostratigraphical progress in the Lower Callovian since QUENSTEDT's time: Varians-Schichten, followed by Macrocephalen-Oolith with *Macrocephalites*, overlain by Ornatenton. The Macrocephalen-Oolith represented the Macrocephalus Zone sensu OPPEL and, in the absence of

any more detailed systematic treatment of the genus *Macrocephalites*, had to include the type horizon of the index species, *M. macrocephalus*, no matter how this species might be interpreted.

3.3. The *Macrocephalus* Zone renamed: the *Herveyi* Zone

The previous section has outlined the history of the stratigraphy. It is self-consistent and independent of the history of the index species, *M. macrocephalus*. The stratigraphic classification had reached almost its final stage in 1955, despite the fact that at that time no-one knew what the species *M. macrocephalus* was, there being no type specimen, and hence even less as to where in OPPEL's original *Macrocephalus* Zone, now the Lower Callovian, the type horizon of the species lies.

The problem of the systematic interpretation of *Ammonites macrocephalus* SCHLOTHEIM, 1813, was solved later (CALLOMON 1971), with the designation of a neotype specimen (see below, chapter 4). The arguments had to be based on the principles of zoological classification in accordance with the Code of Zoological Nomenclature, not on stratigraphy. The specimen chosen was one of SCHLOTHEIM's former syntypes and all that was known about its origin was that it came from "dem Öttingischen", somewhere near the Württemberg-Bavarian border. Both the most probable type locality and certainly the type horizon have now been discovered. The type horizon lies not in the *Macrocephalus* Zone in the restricted sense but in the *Koenigi* Zone above. This is clearly a case falling into one of the categories cited above, and it becomes necessary to find an alternative index species for the *Macrocephalus* Zone. The proposed new index is *Macrocephalites herveyi* (J. SOWERBY, 1818), and the Zone becomes the *Herveyi* Zone.

The principal reason behind this choice is historical. It revives the first alternative choice of index proposed by SPATH in 1932, which, apart from *Amm. bullatus*, is also the only alternative ever to have been proposed. The name of the species, *Amm. herveyi*, is well known and deeply rooted in the literature, being cited and illustrated already by ZIETEN (1831), D'ORBIGNY (1846, p. 428, pl. 150 [= *Amm. grantanus* OPPEL, 1857]; 1852) and OPPEL himself (1857 p. 507, 548) who had probably seen the types in London. The precise interpretation, however, was almost as uncertain as that of *Amm. macrocephalus* for similar reasons.

The species *Amm. herveyi* was based on two syntypes (J. SOWERBY 1818, p. 215, Pl. cxv, two figures), neither of which has ever been refigured since. The larger syntype was designated lectotype by SPATH (1928, legend to Pl. 43, fig. 2a, b, which is an illustration of the septal suture). The smaller syntype became type of a new species *Kamptokephalites subpila* SPATH (1928, p. 173). The lectotype is now refigured here in Fig. 6 and 7. It is a complete microconch with the coarse biplicate ribbing characteristic of the group commonly called *Kamptokephalites*. It came from the Cornbrash of an unknown locality in eastern England, most probably around Bourne in Lincolnshire, about 30 km north of Peterborough. Specimens like it are rare, but this would be understandable if the type were merely an extreme variant of the relatively common group of *Kamptokephalites* that includes *K. kamptus* itself, a more typical variant. Specimens very close to the type are known from a number of localities from Peterborough northwards, as far as the Yorkshire coast. None of these has been collected in situ either, but together they indicate a horizon in the lower part of the *Kamptus* Subzone. The index species is therefore not a good guide fossil, but few species of *Macrocephalites* are. It does however occur squarely in its nominal Zone,

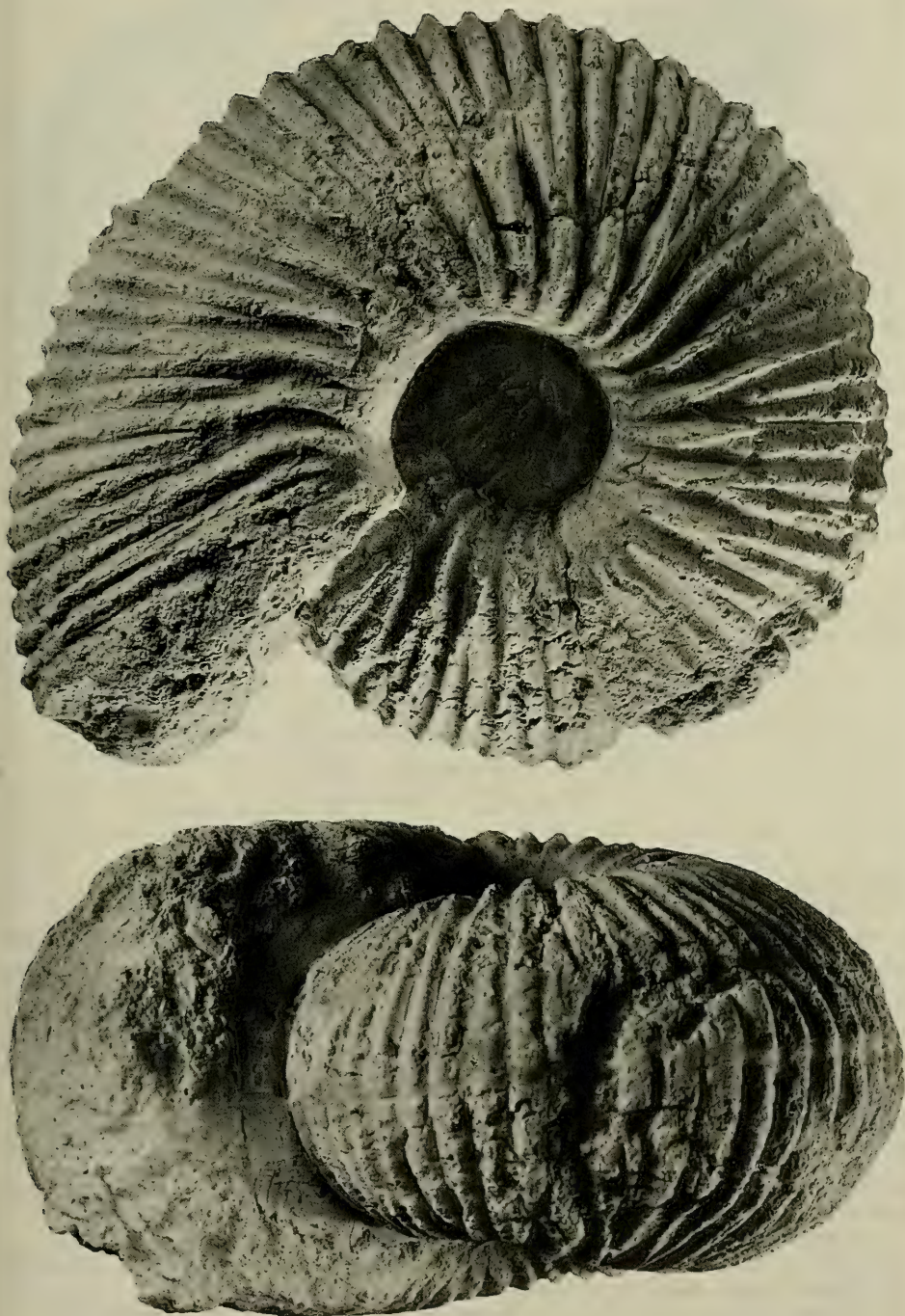


Fig. 6. Lectotype of *Macrocephalites herveyi* (J. SOWERBY). — x1.

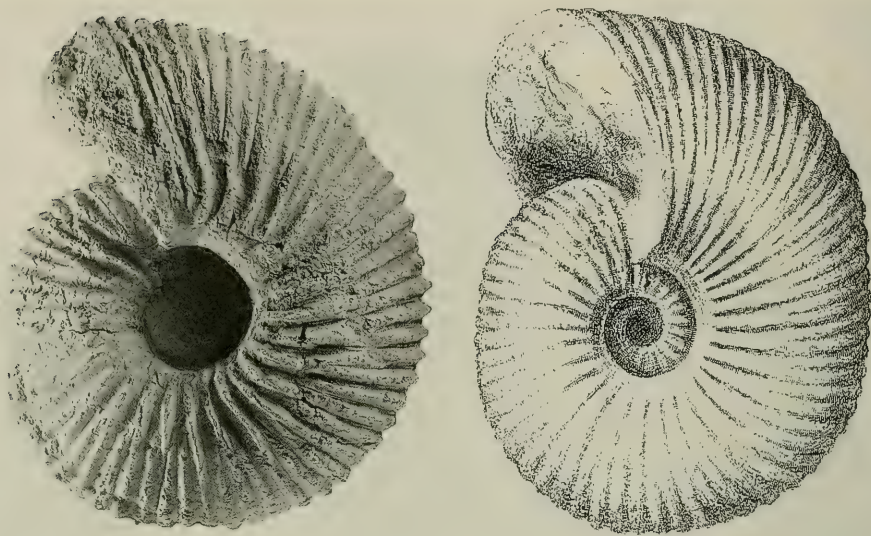


Fig. 7. Lectotype of *Kamptokephalites herveyi* (J. Sow.) compared with SOWERBY's figure. — $\times 1/2$.

of which the group of *Kamptokephalites* as a whole to which it belongs is certainly very typical and widely recognizable, in both northern and southern hemispheres.

4. Systematic descriptions

4.1. Family Sphaeroceratidae BUCKMAN, 1920

Subfamily Macrocephalitinae SALFELD, 1921

(as sub-family of Stephanoceratidae)

Genus *Macrocephalites* ZITTEL, 1884

Synonyms: *Macrocephaliceras* BUCKMAN, 1922 (obj.).

Subgenera. — Attempts for over a century to subdivide the "Macrocephali" of v. BUCH further on the basis of some systematically recognizable features of their morphologies had little success. The easily apprehensible characters of whorl-inflation, size, strength of ribbing and density of ribbing seemed to occur in all combinations. Nevertheless, a number of what appeared to be distinct types of morphology were picked out and given separate generic names. These have received wide currency in the literature, sometimes as wholly separate genera, but more often as subgenera of *Macrocephalites*. The subsequent diagnosis of dimorphism in this group, as in so many others, allows these taxa now to be classified into macro- [M] and micro-conchs [m]. They may be briefly reviewed as follows:

Macrocephalites ZITTEL, 1884 s. s. (**Amm. macrocephalus*); [M], large, densely ribbed, becoming smooth; relatively small, steep-sided umbilicus.

Indocephalites SPATH, 1928 (**I. kheraensis*); [M], like *M.* s. s., large, inflated, becoming smooth; open umbilicus with rounded margins.

Tmetokephalites BUCKMAN, 1923 (**T. bathytmetus*); [M], medium to large, compressed, involute, densely but strongly ribbed on inner whorls, becoming smooth.

Nothocephalites SPATH, 1928 (**N. asaphus*); [M], small, compressed, very fine-ribbed, becoming smooth.

Kamptokephalites BUCKMAN, 1922 (**K. kamptus*); [m], moderately involute and inflated; very coarse, mainly biplicate ribbing to the end.

Pleurocephalites BUCKMAN, 1922 (**P. lophopleurus*); [m], evolute, inflated; densely but strongly ribbed to the end.

Dolikephalites BUCKMAN, 1923 (**D. dolius*); [m], involute, compressed; densely ribbed to the end.

Type species: *Ammonites macrocephalus* SCHLOTHEIM, 1813, subsequently designated by LEMOINE 1910 (p. 15); ICZN Opinion 1275.

Ages and distribution. — Middle Bathonian — early Middle Callovian. The earliest forms are known from the SW Pacific, in Indonesia and New Guinea. They were described by BOEHM (1912) and have recently been revised with new stratigraphical information (WESTERMANN & CALLOMON 1988). They first appeared as rare immigrants in Europe in the Orbis Zone of the Upper Bathonian (DIETL 1981; DIETL & CALLOMON 1988). They then flooded over the whole of the Tethys at the base of the Callovian, from Portugal to the Caucasus on the northern side, to Kenya, Madagascar, Cutch and Nepal in the south. *Macrocephalites* apparently did not reach the Eastern Pacific (the American Cordillera), where its place is taken by a parallel lineage, the Eurycephalitinae, derived from the same root in *Sphaeroceras*. The youngest forms known so far occur in the Medea Subzone of the Jason Zone, earliest Middle Callovian, in Europe.

Macrocephalites macrocephalus (SCHLOTHEIM)

Pl. 1, fig. 1; pl. 2, fig. 1; pl. 3, figs. 1–3; pl. 4, figs. 1, 2;
pl. 5, fig. 1; text-figs. 8, 11, 12; table 1.

1757 *Cornu Ammonis opere foliaceo signatum*. — BAIER, p. 18, pl. 12, fig. 8.

* 1813 *Ammon. macrocephalus* SCHLOTHEIM, p. 70.

1820 *Ammonites macrocephalus*. — SCHLOTHEIM, p. 70.

aff. 1830 *Ammonites macrocephalus* SCHLOTHEIM. — ZIETEN, p. 6, pl. 5, fig. 1.

aff. 1843 *Ammonites macrocephalus* SCHLOTHEIM. — QUENSTEDT, p. 363.

non 1846 *Ammonites macrocephalus* SCHLOTHEIM. — D'ORBIGNY, p. 430, pl. 151, figs 1, 2 ("variété comprimée"). — [= *M. verus*?]

non 1847 *Ammonites macrocephalus rotundus*. — QUENSTEDT, p. 184, pl. 15, fig. 2a, b. — [= *Macr. megalcephalus* CALL., DIETL & NIEDERH., holotype (mon.)]

non 1847 *Ammonites macrocephalus rotundus*. — QUENSTEDT, p. 184, pl. 15, fig. 2a, b. — [= *Macr. megalcephalus* CALL., DIETL & NIEDERH., holotype (mon.)]

non 1884 *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM). — ZITTEL, p. 470, fig. 655. — [= *M. verus*, neotype]

1887 *Amonites macrocephalus rotundus*. — QUENSTEDT, p. 651, pl. 76, fig. 13.

non 1900 *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM). — HYATT, in ZITTEL-EASTMAN, p. 580, fig. 1209. — [D'ORBIGNY's figure of 1846 reproduced, quoted as from "Ehningen, Württemberg"]

cf. 1905 *Macrocephalites macrocephalus* SCHLOTHEIM. — BLAKE, p. 43, non p. 44 et seq., nec figs. — [Designation of BAIER's specimen as type of SCHLOTHEIM's species]

non 1922 *Macrocephalicerias macrocephalum* (SCHLOTHEIM). — BUCKMAN, pl. 313. — [Type species of new genus]

non 1922 *Macrocephalites verus* BUCKMAN, pl. 324A, B. — [Specimen ex OPPEL coll. believed to have been the basis for ZITTEL's figure of 1884; holotype, now lost]

1924 *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM). — BENTZ partim, p. 18, 39.

non 1929 *Macrocephalites macrocephalus* ZITTEL. — BUCKMAN, pp. 2, 5.

1971 *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM). — CALLOMON, p. 119, text-fig. 2a, pls. 15, 16. — [Neotype designated and described]

non 1971 *Macrocephalites macrocephalus* ZITTEL (non SCHLOTHEIM). — CALLOMON, p. 125, text-fig. 3, pl. 17, pl. 18, fig. 1. — [ZITTEL's specimen of 1884 rediscovered and described; neotype of *M. verus* BUCKMAN]

- non 1978 *Macrocephalites macrocephalus macrocephalus* (SCHLOTHEIM) sensu ZITTEL 1884.
 — THIERRY, p. 152, 203 et seq. — [Pl. 8, fig. 1a, b = ZITTEL's specimen refigured; *Amm. macrocephalus* SCHLOTHEIM excluded from *Macrocephalites*!]
 1980 *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM). — CALLOMON, p. 109. — [Application to ICZN to ratify neotype proposed in 1971; confirmed in Opinion 1275, March 1984]

Type specimen. — When founding the species, SCHLOTHEIM referred to only one specimen, the one figured by BAIER. According to the Rules (International Code of Zoological Nomenclature, Art. 72), this does not automatically make it the holotype. The type series includes all the specimens the author regarded as belonging to the species when founding it, whether he referred to them or not. In many species founded in the early days of palaeontology, little stress was placed on the selection of type specimens; and type-series often contained many specimens in the collections of the author or of his friends that were not expressly mentioned. SCHLOTHEIM himself was a keen collector and it seems highly unlikely that he would have introduced a new and so aptly named species on the basis of a single, poor illustration in the literature. In fact, in 1820 he refers to 12 specimens in his collection, some of which, even if not all, must already have been in his collection in 1813. When his collection arrived at the Humboldt University in Berlin in 1833 it contained more than 35 specimens, registered as *Amm. macrocephalus* in a catalogue compiled by QUENSTEDT who was the newly-appointed custodian at the time (1888, p. 1102). This catalogue still exists today. BLAKE (1905), in discussing the absence of further information in SCHLOTHEIM's publication of 1813, referred to BAIER's figure, stating that "This, therefore, must be taken as the type of *Macrocephalites macrocephalus*" — a clear lectotype designation.

Unfortunately, BAIER's lectotype has long been lost. His figure is, moreover, essentially uninterpretable beyond portraying an inflated, round-whorled ammonite that could well have been a *Macrocephalites*. Details of locality or horizon there were none. Interpretations of *Amm. macrocephalites* began subsequently to diverge, and the subsequent history (see below) provides a classical example of the confusion that can arise in systematic palaeontology when a species has no unique type specimen. In zoology, a type specimen can never represent a biological species completely, incorporating all its typical morphological features, including their variability. But even the incomplete representation by a type specimen can serve to exclude specimens that are thought not to belong to it and thereby to differentiate the species from others. In palaeontology a type specimen fulfills a second very important function: it defines the type horizon of a chronospecies. Failure to take this into account provides a further source of confusion, also amply illustrated in the present example. When the holotype of a species, if it had one, or the lectotype if it did not, has been lost, it becomes necessary to select a neotype. This should, if possible, be a topotype — a specimen from the same locality and horizon as those of the lost type. If these are not known, as in the present case, the choice of a specimen as neotype should be supported by detailed arguments showing that it approaches what was known of the lost type as closely as possible. After two abortive attempts, one by BUCKMAN (1922), the other by ARKELL (1951), the matter was finally resolved by the selection and designation of a neotype by one of us (CALLOMON 1971, 1980), a designation ratified by the International Commission on Zoological Nomenclature in 1984 (Opinion 1275).

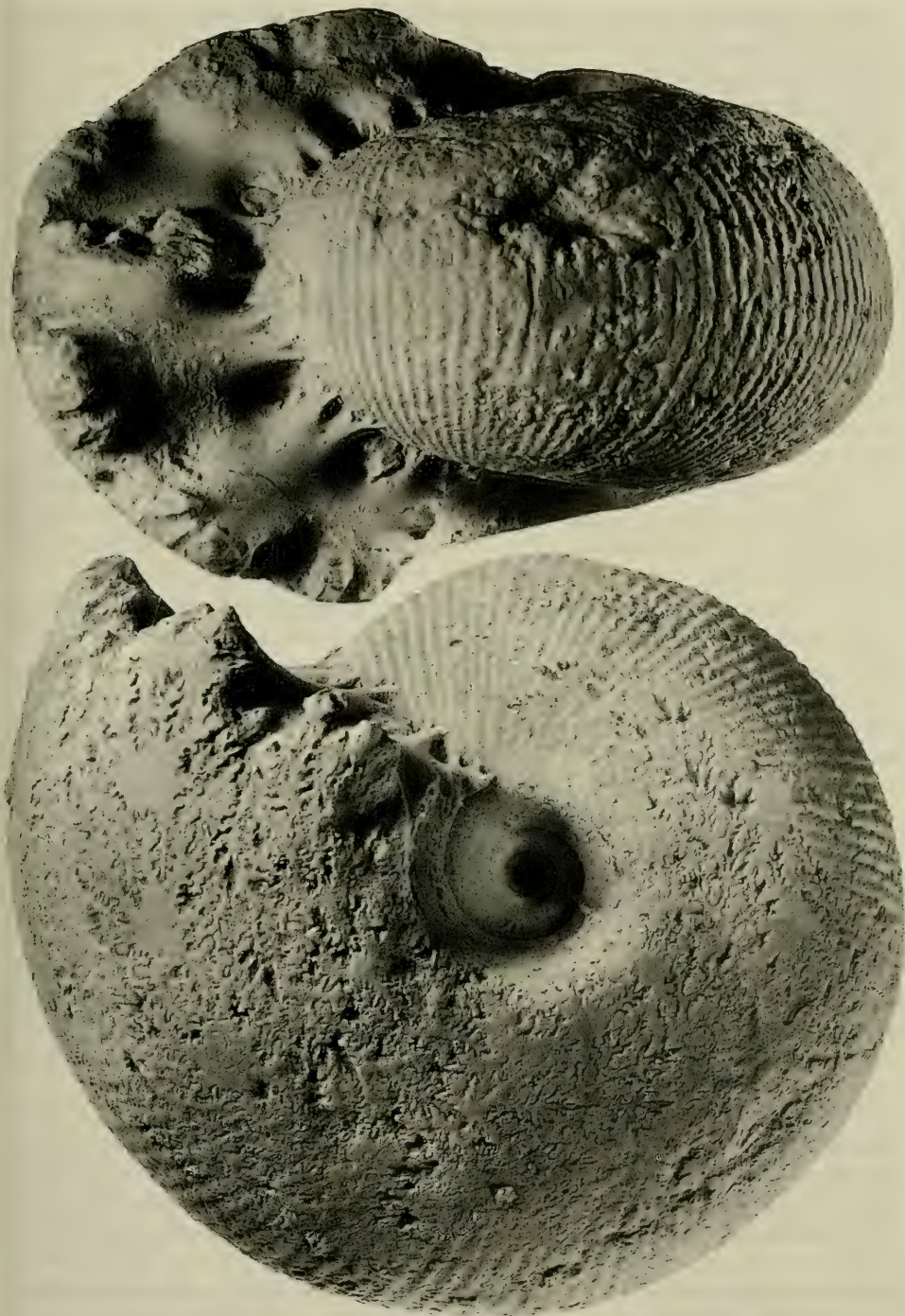


Fig. 8. Neotype of *Macrocephalites* (*Macr.*) *macrocephalus* (SCHLOTH.) [M]; from "dem Öttingischen" = Ipf near Bopfingen; Macrocephalen-Oolith, bed 5 by matrix, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone. — x1.

The neotype is a specimen in what remains of the SCHLOTHEIM collection in the Humboldt Museum, Berlin. It was previously described by one of us (CALLOMON 1971) and is refigured here as text-fig. 8. It bears one of SCHLOTHEIM's labels, and was almost certainly already in his collection in 1820. It may well have been a syntype in 1813, in which case BLAKE's type-designation of 1905 reduced it to the status of a secondary type, that of paralectotype. It was registered as "A26" in QUENSTEDT's catalogue. Apart from a brief reference to its place of origin as from "dem Öttingischen", both type locality and type horizon were unknown. The preservation is in an ironshot oolitic light brownish marl characteristic of weathered Macrocephalen-Oolith at many places.

Type locality. The reference to "dem Öttingischen" provides an important clue. It refers to the lands of the Dukes of Öttingen, a small town 15 km north-east of Nördlingen (fig. 9). In trying to locate the place of origin more closely it seemed natural to look first to the nearest outcrop of beds of the right age, which are to the north-east in Bavaria (CALLOMON 1971, p. 122). They had been mapped by GERSTLAUER (1940), who duly reported Macrocephalen-Oolith with *M. macrocephalus*. But he gave neither detailed sections nor identifiable descriptions of the ammonites. The area did not seem to be known for its fossils more generally either, and there appear to be no ammonites from it in the collections with which the neotype could be compared. No progress was therefore to be expected from this direction.

The new discoveries around the Ipfe now leave the type locality and type horizon in little doubt. The only question remaining is whether they can satisfy the condition of having belonged to "dem Öttingischen". The history of the Dukes of Öttingen and their domains is complex, with amongst others the customary family schisms into Protestant and Catholic branches. But a map of 1790 shows the extent of their domains at about the time of SCHLOTHEIM. It is indicated in Fig. 9. The localities around the Ipfe fall fully within these domains and were already celebrated sources of fossils from the earliest days. The preservation of the neotype agrees exactly with that of the new collections. It seems entirely to be expected, therefore, that the Ipfe should have been the source of the specimen sent to SCHLOTHEIM.

History of classification and nomenclature

The early period. — The publication of SCHLOTHEIM's name *Amm. macrocephalus* (1813, 1820) was accompanied almost simultaneously by those of *Nautilus tumidus* REINECKE (1818) and of *Amm. herveyi* SOWERBY (1818). The close affinity of these forms was soon recognized. Identifiable figures were published under all three names by ZIETEN (1830–31), and the three species were included in the family "Macrocephali" by v. BUCH (1832, p. 146).

The first comparative systematic discussion was given by QUENSTEDT (1846: 183). He now had a large and varied collection to hand and found himself unable to draw any sharp dividing lines between species. He therefore recombined them into a single species *Amm. macrocephalus* but singled out three principal morphological types to which he attached separate additional names: *tumidus*, *compressus* and *rotundus*. The whole tone of his discussion, here and consistently throughout his writings, leave no doubt that these adjectives were intended to signify quite clearly what would to-day be called morphological variants within a variable biospecies. His discussion elsewhere of the distinction between species and variety (1857: 17) could hardly be more explicit, even by modern standards. It was unfortunate that he chose to designate these varietal distinctions in the form of Linnéan trinomina having the appearance of

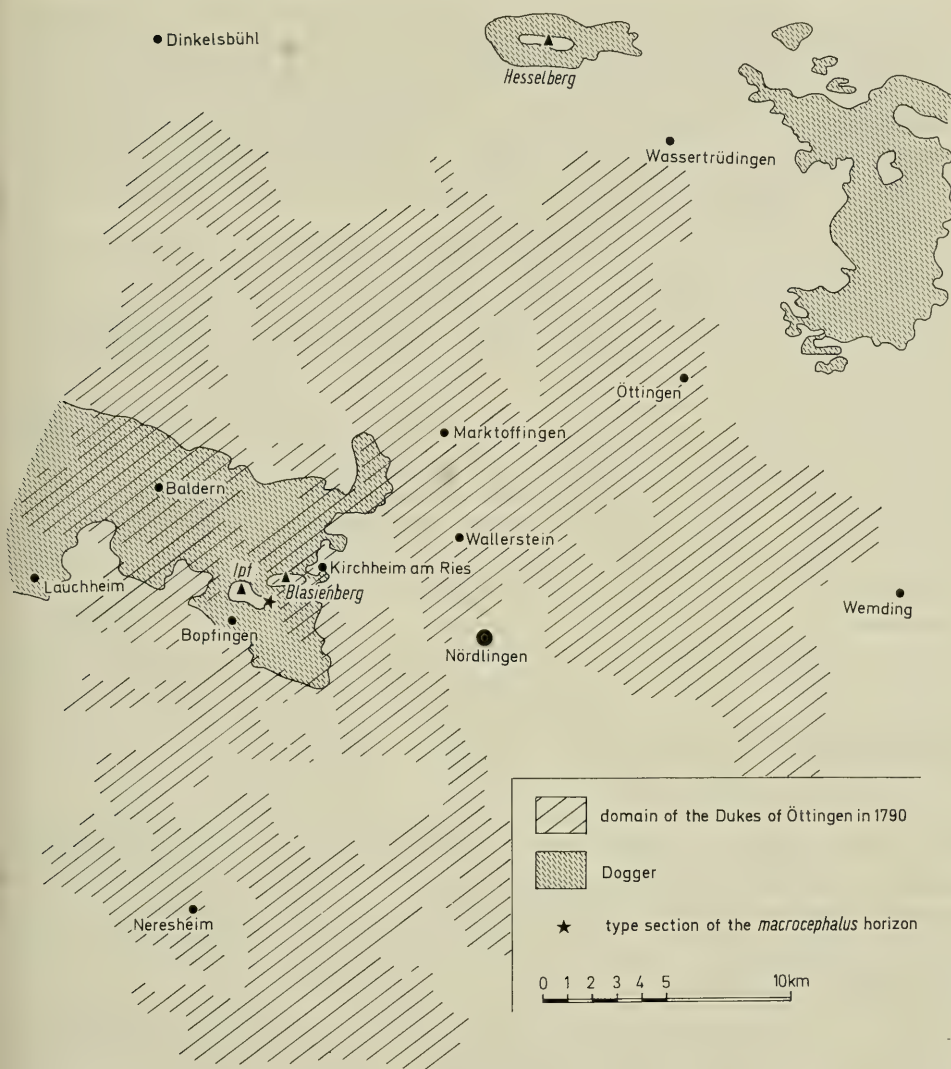


Fig. 9. The Dogger outcrop of the Ries area in comparison with the domains of the Dukes of Öttingen in 1790. Only the localities around the IpF are falling fully within these domains.

specific and subspecific names. The nomenclatural problems of homonymy and synonymy in the classification of the ammonites created by QUENSTEDT's trinomina remain with us to this day. However, leaving aside these technical problems, QUENSTEDT's view of *Amm. macrocephalus* was that of a single, comprehensive but highly variable species.

D'ORBIGNY's view (1846: 430) was almost identical: "Coquille comprimée ou très-renflée dans son ensemble . . .". He chose to illustrate one of the compressed forms (pl. 151) and referred to it explicitly as "variété comprimée". This choice was to have long-ranging consequences. The illustrations in the *Paléontologie Française* exercised a strong and widespread influence on the interpretation of many of the classical

species of ammonites during the half-century that followed. Their high artistic quality, combining a degree of idealization with an immediately recognizable accuracy, gave them an authority that generated a comforting feeling of finality in the identification of species. D'ORBIGNY's text was less often referred to. There began in the popular conception of *Amm. macrocephalus* a drift away from the inflated, macrocephalic forms on which the species was originally founded, towards the more compressed forms as illustrated by D'ORBIGNY.

The middle period. — As new collections came in from all over the world it became increasingly necessary to refine ammonite taxonomy. The number of new species grew almost exponentially, and the continued use of the single genus *Ammonites* became quite meaningless. When ZITTEL founded the genus *Macrocephalites* in 1884 he claimed that it contained some 40 species. A list of nominal species of *Macrocephalites* compiled by LEMOINE (1910–11) contained over 70. Yet the interpretation of *M. macrocephalus* itself remained very uncertain, so much so that the name received very little use other than in a very general sense. ZITTEL gave a new figure (1884, p. 470, fig. 655) labelled "*Macrocephalites macrocephalus* SCHLOTH. sp., Callovian, Ehningen (Württemberg)" without further description and, more seriously, without indication of magnification. It showed a specimen of the same compressed morphology as that illustrated by D'ORBIGNY. There seems even to have been a widespread view that ZITTEL's figure was merely a redrawn copy of D'ORBIGNY's (see for instance BUCKMAN 1929, p. 4), despite the reference to Ehningen in the legend. In HYATT's English edition of ZITTEL ("EASTMAN-ZITTEL", 1900), ZITTEL's figure of 1884 was in fact replaced by a reproduction of D'ORBIGNY's. The shift in the interpretation of *M. macrocephalus* towards these compressed forms was therefore well established at the end of the last century.

The modern period. — The first firmly to point out the difference between *Amm. macrocephalus* SCHLOTHEIM and *Amm. macrocephalus* D'ORBIGNY/*Macrocephalites macrocephalus* ZITTEL was BLAKE (1905: 38). Echoing his remark (p. 50) apropos *Amm. subbakeriae* D'ORBIGNY, that "this species affords a striking example of the evil of not selecting a definite specimen as type", he formally designated BAIER's inflated specimen to be type of *Amm. macrocephalus* SCHLOTHEIM (p. 43). This left "the figure given by d'Orbigny . . . and Zittel . . . without an appropriate name". To accommodate together with others these more compressed forms he founded a new species *Macrocephalites typicus* (sic), choosing as type, however, neither D'ORBIGNY's nor ZITTEL's specimen but one from the English Cornbrash of Yorkshire. Although thus resolving the problem in theory, it remained in practice: BAIER's type specimen of *Amm. macrocephalus* SCHLOTHEIM was lost; and the assignment of *Amm. macrocephalus* D'ORBIGNY and *Macrocephalites macrocephalus* ZITTEL to *Macrocephalites typicus* BLAKE was at best subjective and open to dissent.

The next attempt to resolve the problem was by BUCKMAN (1929, written in 1922) in a remote publication that was widely overlooked. He saw the need to distinguish two things: the type of *Amm. macrocephalus* SCHLOTHEIM, and the type of *Macrocephalites* ZITTEL. For the former, he followed BLAKE and accepted the specimen figured by BAIER. He also followed BLAKE in clearly recognizing the differences between SCHLOTHEIM's species and that illustrated by D'ORBIGNY and ZITTEL. But in trying to settle the type of the genus *Macrocephalites* he made a serious error of method, one that was common at the time and one that the modern International Code of Zoological Nomenclature (1961, 1964, 1985) seeks expressly to eliminate in

Articles 61, 67 and 72. He took the type of a genus to be a specimen — the “genotype” or “genoelectotype” —, not a species: “. . . the author of a new generic name should state, when he creates it, not only which species, but exactly and without ambiguity which specimen of that species is to be taken as genoelectotype” (p. 2). The implication is that the “genotype” need not necessarily be the type-specimen of the type species. Hence “The genotype of *Macrocephalites* is *Macrocephalites macrocephalus* Zittel (not *Ammonites macrocephalus* Schlotheim) from ‘Callovian, Ehningen (Württemberg)’ (Fig. 655, p. 470)”. Later (p. 8), in discussing BAIER’s specimen of *Amm. macrocephalus*, he goes even further and states, “This form would not at the present day be regarded . . . even as the same genus as the *Macrocephalites macrocephalus* Zittel, which is the genotype of *Macrocephalites*” (a view evidently receiving support as late as 1978, by THIERRY). The situation as he saw it was therefore as follows:

Genus I: *Macrocephalites* ZITTEL, 1884

Species A: unnamed, type species, *M. macrocephalus* ZITTEL, non SCHLOTHEIM

Specimen 1: ZITTEL, fig. 655, genotype of *Macrocephalites*

Genus II: unnamed, non *Macrocephalites* ZITTEL, 1884

Species B: type species *Amm. macrocephalus* SCHLOTHEIM

Specimen 2: BAIER, type of *Amm. macrocephalus* and genotype of genus II.

He therefore set out to ratify this scheme by publishing the unnamed taxa in his Type Ammonites:

Species A: *Macrocephalites verus* nov., BUCKMAN 1922 (T.A. 4, pl. 334A, B).

Genus II: *Macrocephaliceras* nov., BUCKMAN, 1922 (T.A. 4, pl. 313); type species *Macrocephaliceras macrocephalum* (SCHLOTHEIM).

He went further and tried to reillustrate ZITTEL’s “genotype” by borrowing the specimen, if it existed, from Munich (1929, p. 5). The result was to add even further to the confusion. We now know that DACQUÉ sent him the wrong specimen. The holotype of species A, *M. verus*, figured by BUCKMAN on his pl. 334, was not ZITTEL’s specimen and hence not the “genotype” of *Macrocephalites*.

To sort out this confusion in preparation for the ammonite volume of the Treatise ARKELL (1951) decided the only practical course would be to apply to the International Commission to use its plenary powers to impose a compromise solution in which (i) *Amm. macrocephalus* SCHLOTHEIM was to become the type species of *Macrocephalites* (overlooking that this had already been done by LEMOINE); (ii) that the specimen figured by BUCKMAN was to become the type of *Amm. macrocephalus*. Being already holotype of *M. verus*, this would make that species permanently a junior objective synonym of *M. macrocephalus*. The shift in interpretation from SCHLOTHEIM’s inflated forms to D’ORBIGNY’s and ZITTEL’s compressed forms would have been complete. Anticipating a successful outcome, ARKELL reproduced BUCKMAN’s figures of *M. verus* both in the Treatise (1957, p. L. 294, fig. 351) and in the Jurassic Geology of the World (1956, pl. 37, fig. 6) as *M. macrocephalus*, in this latter work in its role as index-species of the Macrocephalus Zone.

ARKELL’s proposals were however never acted upon, as clearly stated in 1971 (CALLOMON, p. 115). Despite this, the belief that they had continued to persist (MAUBEUGE 1975, p. 126; THIERRY 1978, p. 205). There were a number of reasons for the Commission’s failure to act, but the strongest reason was the discovery that the specimen figured by BUCKMAN had been lost during the war. This was already admitted by ARKELL in 1956 (pl. 37, legend to fig. 6). Had the Commission ratified his proposals, it still would not have solved the problem: there still would not have

been an actual specimen. Neither would it have confirmed the additional value of the type specimen that ARKELL had stressed in his application, that of becoming zonal index of the *Macrocephalus* Zone, because neither the locality nor horizon were known any more precisely than those of almost any other specimen in the old collections labelled "*M. macrocephalus*". The discovery that the holotype of *M. verus* was not even the specimen figured by ZITTEL was to come later, but it would have compounded the confusion even further.

The final steps were taken by one of us (CALLOMON) in 1971. They rested on a solution,

(i) that was fully in accord with the International Code as then and now in force and that required no action by the Commission under its plenary powers;

(ii) that restored the interpretation of *Amm. macrocephalus* to something close to its original sense as understood by SCHLOTHEIM, ZIETEN, QUENSTEDT and D'ORBIGNY;

(iii) that left *Macrocephalites verus* BUCKMAN, 1922, as an independently available name to be applied to ZITTEL's species, thereby expressing the perfectly valid taxonomic distinctions between SCHLOTHEIM's and ZITTEL's species;

(iv) that retained both SCHLOTHEIM's and ZITTEL's species in the genus *Macrocephalites*.

The outcome was the neotype as described at the beginning of this account. The only outstanding uncertainty lay in the precise age of the species as exemplified by the neotype, and hence of its relation to the existing nomenclature of the standard chronostratigraphy.

Specific taxonomy. — The minimum typological definition of a species is provided by its type specimen. In conventional classification, the species is then amplified by including such other specimens as the classifier considers to be "related". The criteria of relationship in fossils can rarely rise above the level of morphological similarity expressed in terms of distinguishable "characters". The fluid state of classification revealed by the literature of almost any species, including *M. macrocephalus* par excellence as outlined above, reflects merely varying degrees of importance attached by taxonomists to different characters. Such "conventional" species are therefore morphospecies, and as morphologically similar specimens are often found over a range of strata, morphospecies in general have vertical, stratigraphical extensions. A classification into morphologically distinguishable, parallel morphospecies having time-ranges is therefore a vertical classification. It is purely descriptive and largely subjective.

Of more fundamental interest is the biospecies in a zoological sense. A biospecies consists of individuals that are related genetically. These relations are expressed in the ability of the members of the species to interbreed. Morphological relationships take secondary place and may not always be immediately obvious. The recent history of dimorphism in ammonites provides a striking example. The importance of biospecies in palaeontology lies in the fact that it is they that are the units that evolve in time; and it is the mapping of patterns of evolution, of phyletic lineages, of phylogeny, to which palaeontology makes a unique contribution and in which lies its greatest interest.

From the definition it follows that a biospecies has, strictly speaking, a time-range of at most a few generations, and that past biospecies can never be identified in fossil assemblages. Fortunately, the gene-pool of most biospecies evolves locally very

slowly in comparison with the turn-over rate of successive generations, so that an assemblage of remains of organisms that lived over an extended sampling-interval may approximate quite closely to the remains of a biospecies. The common experience of collecting shells on the seashore confirms this. The important question in palaeontology is, therefore: can a biostratigraphical sampling interval be made sufficiently narrow for its fossil assemblages to give an adequate, average representation of fossil biospecies? In ammonites, the answer is yes. If two successive fossil assemblages are indistinguishable, no significant evolution has occurred, and that part of the genome determining the structures preserved as fossils has remained unchanged. Examples of successive indistinguishable ammonite assemblages are well known. A bed containing such an effectively isochronous assemblage, distinguishable from other such assemblages, has come to be referred to simply as a faunal horizon. The actual time-interval represented by a faunal horizon is generally not precisely determinable, but can range in ammonites from as little as one day to as much as 100 000 years (for a more extensive discussion, see CALLOMON 1985b). An evolving lineage is therefore seen in the fossil record as a succession of what are regarded as effectively isochronous fossil biospecies, or transients. A classification that incorporates this additional, infra-morphological dimension of time is a phylogenetic classification. Because the units are the horizontal slices in a vertical tree, the classification at the level of the species is sometimes referred to as a horizontal classification. We note that the type specimen of a nominal species now automatically acquires also a second objective function. It defines the type horizon of the species, or, in cases in which the same Linnéan specific name is used for a succession of transients (cf. CALLOMON 1985b, p. 57), that of the type transient of the species.

The problem of the vertical dimension of time having been resolved, there remains the question of the actual identification of a biospecies and its extent within an isochronous fossil assemblage. How many species were there, living side by side? The only guide can now be morphological, and the problem is to recognize correctly the range of intraspecific variability of a species. The hope is that the presence of more than one taxon would be revealed by a bi- or polymodal distribution-function of one or more quantifiable characters. Sometimes this works very well. The bimodal distribution, for example, of the maximum adult size of an isochronous assemblage of otherwise similar ammonites continues often to be one of the most obvious signs of dimorphism, *Macrocephalites* included. But to demonstrate bimodality statistically beyond reasonable doubt (e. g. within confidence-limits of 95 %) can make heavy demands on material. The number of well-preserved specimens available has to be considerable. In ammonites this is only quite rarely the case. Most commonly, a small collection gives an initial impression of being made up of several species (morphospecies). To demonstrate the contrary, that the apparent polymodality is statistically insignificant and arises merely from random fluctuations in an inadequate sample, is equally demanding. Being an evaluation of negative evidence, it is less commonly attempted. The first indications tend to come from the effects of additional material, when new specimens fall between, rather than into, the previously adopted "species". But even when an assemblage may reasonably be regarded as probably unimodal in morphology, its identification with a single species must remain a presumption. In ammonites and bivalves, there are reasons to believe that such presumptions are justified. In gastropoda, they would be highly hazardous.

In the present example of *Macrocephalites macrocephalus*, we adopt a horizontal,

biospecific classification. The stratigraphical controls, combined with the homogeneity in the non-quantifiable details of sculpture and ribbing readily apparent to the eye and shared by all the shells, leave us satisfied that the assemblage from bed 5 may be treated as effectively isochronous. The number of specimens is sufficient to apply statistical tests to distribution-functions of variability in some characters. We conclude that the assemblage is monospecific, albeit dimorphic as in other species of the genus. We have discussed the underlying principles at some length, for in this respect, that of specific diversity, our conclusions differ radically from those of THIERRY (1978), who claimed to be following the same principles. These differences are discussed further below.

Material:

Macroconchs:

- (a) from the new excavation: ca. 50, including fragmentary specimens, from bed 5 in situ or unequivocally by matrix, and 1 from the boundary between the top of bed 5 and the base of bed 4;
- (b) collection SCHWARZ: 30, from "Blasienberg", ca. 500 m east of the new excavations (see Fig. 9); bed 5 by matrix. (DANIEL SCHWARZ lived in Bopfingen-Oberdorf and was a keen local collector).
- (c) the neotype: Humboldt Museum, Berlin, QUENSTEDT catalogue A26.

Total: 80+; of these, 23 have some of the adult bodychamber preserved and 52 are sufficiently well-preserved to give reliable measurements.

Microconchs: 1 complete adult and some fragments.

Description

Macroconchs. — Dimensions of the shell are summarized in Table 1. The only character calling for special comment is the whorl-breadth B , which measures the degree of inflation. Its variability and development during growth have therefore been analysed statistically. As usual, it is expressed in reduced form b , as percentage of the shell-diameter, D :

$$b = (B/D) \times 100 (\%)$$

Conventionally, the co-ordinate taken to measure the growth of the shell is also the diameter, but for comparative purposes in organisms developing by linear allometric growth, an exponential growth-function is more appropriate. In normally coiled ammonites, as is well known, the radius-vector and hence diameter of the shell in the plane of the spiral follows the simple exponential relation

$$r_{\theta} = r_0 \cdot e^{a\theta} \quad (1)$$

where θ is the spiral angle in radians measured from an arbitrary origin at which $r_{\theta} = r_0$, and a is a constant. It is useful to change scale, to measure the spiral angle in terms of whorls, and for ammonites the most convenient unit is the half-whorl ($\theta = n = 180^\circ$). Then

$$r_n = r_0 \cdot \rho_n^n \quad (2)$$

where ρ_n is the spiral half-whorl constant, and n is the number of half-whorls measured from some angle at which the radius-vector has the value r_0 . Then a similar relation holds for the shell diameter, D :

$$D_n = D_0 \cdot \rho_n^n \quad (3)$$

The usefulness lies in the fact that

$$\rho_n = r_{(n+1)}/r_n = D_{(n+1)}/D_n$$

It is the ratio of the diameters of the shell at half-whorl intervals. Conversely, measuring the diameters at half-whorl intervals is a simple way of determining the spiral

constant. For other intervals, e.g. $\theta = 2\pi = 360^\circ$ or $\theta = \pi/2 = 90^\circ$,

$$\rho_{2\pi} = \rho_\pi^2; \quad \rho_{\pi/2} = \sqrt{\rho_\pi}$$

(The relationship between the constant a in equation (1) and ρ_π is given by $\ln \rho_\pi = a\pi$. To locate the "centre" of the ammonite, $r_n = D_n \cdot [\rho_\pi / (\rho_\pi + 1)]$. An alternative parameter sometimes used to define a logarithmic spiral is the tangential angle, α . Then $\tan \alpha = 1/a = \pi / \ln \rho_\pi$.)

In the present case, 23 specimens of *M. macrocephalus* from bed 5 retained complete, adult phragmocones. The mean adult diameter $\langle D_\phi \rangle$ of the phragmocone comes to 158 ± 9 mm, where the uncertainty is twice the standard error, $2\varepsilon(\langle D_\phi \rangle)$. The standard deviation $\sigma(D_\phi)$ expresses the distribution of the individual values of the diameter about its mean. This mean adult phragmocone diameter has here been chosen for the value of D_0 in the spiral formula of equ.(3). The spiral constant ρ_π was found to be 1.38; $\alpha = 84.15^\circ$.

The development of the whorl-breadth during growth is shown in Figure 10–12. Average values of b , $\langle b \rangle = \langle B/D \rangle$, have been calculated for five successive half-whorl intervals. Their uncertainties ($\pm 2\varepsilon$) are indicated by the hatched fields, and their spreads are indicated by the horizontal bars at $\pm 2\sigma(b)$. We see that with the exception perhaps of a small increase on the adult bodychamber, the mean whorl-breadth $\langle b \rangle$ does not change significantly over the last two whorls of the phragmocone, from its overall mean value of 68% of the whorl-diameter, even when that diameter increases four-fold.

We may therefore combine without serious error the measurements of whorl-breadth over a range of shell-diameters to test their distribution about the mean. The results are shown in Figure 12. The measurements are grouped into class-intervals of 5% in b along the abscissa. Three histograms of distribution are shown:

- (a) dense shading: shell-diameters less than 125 mm;
- (b) light shading (counted down to the abscissa): shell-diameters greater than 125 mm;
- (c) unshaded: all measurements ($N=57$).

Superimposed is a Gaussian curve with the same normal distribution parameters as those of all the measurements. The indications of Figure 12 are clear. The distribution does not depart significantly from unimodal, although it may be somewhat skewed in the direction of the less inflated variants; and the variability is considerable, with a standard deviation of 12% about the mean. These conclusions are discussed further below. The difference between the compressed and inflated extreme variants may be judged visually in the specimens illustrated in Pl. 3, fig. 1, and Pl. 3, fig. 2.

Among the other morphological characters, the cross-sections are subcircular to depressed at all stages of growth, with well-rounded umbilical margins. The ribbing is dense and fine, with little differentiation between primaries and secondaries, and fades gradually towards the end of the phragmocone. The bodychambers are smooth and revert to being compressed, with strong uncoiling of the umbilical seam, as typical of the genus as a whole. Septal sutures are also typical.

Microconch. — The one good specimen is shown in Pl. 5, fig. 1. It is nearly complete, with about half a whorl of bodychamber. The slight uncoiling of the umbilical seam and modification of the ribbing on the last quarter whorl indicate that it is adult. Its ontogeny is included schematically in Fig. 11, which shows that the

Tab. 1. Dimensions of the shell of *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTH.) from bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; Ipfb near Bopfingen.

	Range	Mean value $\langle \rangle \pm 2\epsilon \langle \rangle$	Standard deviation $\sigma/\text{mm}, (\sigma/D, \%)$	N
Macroconchs				
<u>Diameter of adult phragmocone</u>				
D_ϕ , - mm	135 - 220	158 ± 8.7	21 (13%)	23
--- cf. neotype, - mm	---	145	---	1
<u>Adult bodychamber, length</u>				
- whorls	-	0.75	-	2
<u>Whorl-height, coefficient</u>				
$h = H/D$, $D = 116-160$ mm, %	46 - 51	49.6 ± 0.7	1.5 (3%)	20
61-115 mm, %	45 - 51	48.9 ± 0.9	1.7 (3%)	16
32- 60 mm, %	40 - 50	46.6 ± 1.7	2.8 (6%)	11
--- neotype, 110-140 mm, %	---	51	---	1
<u>Whorl-breadth, coefficient</u>				
$b = B/D$,				
$n = 0 - 1$, $D = 160-221$ mm, %	59 - 91	75.6 ± 6.8	10.2 (13%)	9
-1 - 0 116-159 mm, %	57 - 83	68.1 ± 4.0	7.9 (12%)	16
-2 - -1 84-115 mm, %	59 - 71	65.2 ± 3.0	4.2 (6%)	8
-3 - -2 61- 83 mm, %	54 - 79	65.0 ± 3.3	6.1 (9%)	14
-4 - -3 44- 60 mm, %	55 - 80	68.1 ± 5.6	8.3 (12%)	9
-5 - -4 32- 43 mm, %		74		1
- all - %	54 - 91	68.2 ± 2.2	8.0 (12%)	57
- neotype, 110-140 mm, %	---	67-68	---	1
<u>Umbilical width, coefficient</u>				
$u = U/D$, $D = 116-160$ mm, %	13 - 19	15.5 ± 0.7	1.5 (10%)	19
61-115 mm, %	12 - 21	15.4 ± 1.2	2.3 (15%)	16
32- 60 mm, %	16 - 23	18.4 ± 1.6	2.5 (14%)	11
- neotype, 110-140 mm, %	---	16	---	1
Microconch				
D_ϕ , - mm	---	58	---	1
$h = H/D$, $D = 65$ mm, - %	---	49	---	1
$b = B/D$, $D = 65$ mm, - %	---	53	---	1
$u = U/H$, $D = 65$ mm, - %	---	17	---	1

phragmocone of the macroconch is about three half-whorls longer than that of the microconch. The coiling, cross-section and style of ribbing on the inner whorls, as far as these are visible, are very similar to those of the macroconchs at comparable diameters up to 60 mm.

Treated as a morphospecies in isolation, this microconch would be classified as a typical *M. (Pleurocephalites)* sp.

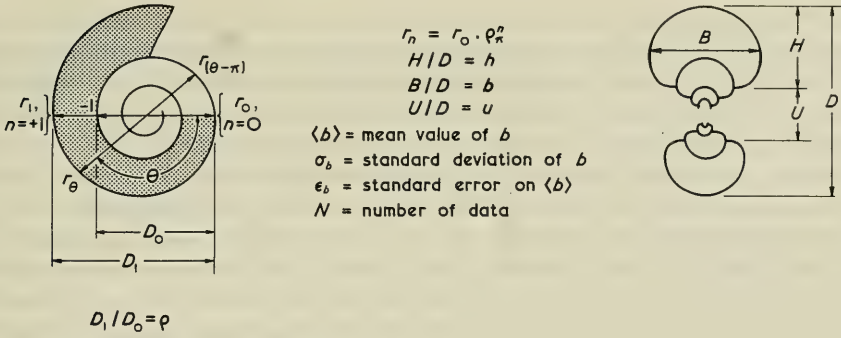


Fig. 10. Measurements and proportions.

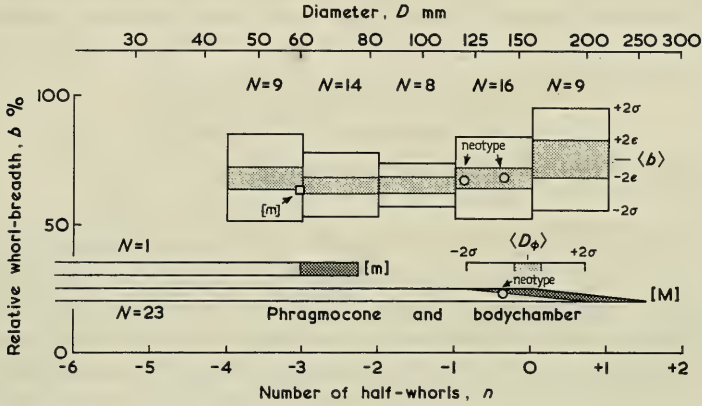


Fig. 11. The ontogenetic development and variability of the relative whorl-breadth b and its variability as a fraction of whorl-diameter D in *Macrocephalites macrocephalus*. Spiral half-whorl constant $\rho = 1.38$; mean maximum diameter of adult macroconch phragmocone D_ϕ (max) = $D_0 = 160$ mm.

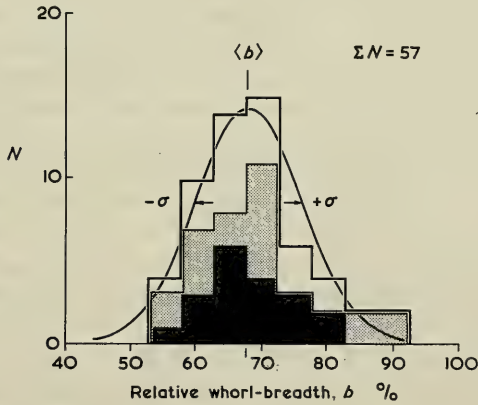


Fig. 12. The variability of the whorl-breadth b as a fraction of whorl-diameter D in *Macrocephalites macrocephalus* expressed as histograms of distribution about the mean. Solid: at shell-diameters below 125 mm; hatched: at shell-diameters greater than 125 mm; top, unhatched: all. Equivalent Gaussian curve superposed.

Comparisons and distribution. — Among macroconchs, the slightly earlier *M. megaloccephalus* is similar in range of inflation to *M. macrocephalus* although the more compressed variants with subtriangular whorl-section are relatively more common (cf. *Tmetokephalites septifer* BUCKMAN, 1923, pl. 433, of about this age) and the species is even bigger. The ribbing is also less densely-spaced.

Elsewhere, it is a curious fact that there are up to now no unquestionable figures or descriptions of the true *M. macrocephalus* in the literature from anywhere, despite the fact that beds of the appropriate age are almost certainly widely present. The main reason, already mentioned above, may be strong polarizations of the dimorphic ratio. At the Ipſ, the ratio of [M]:[m] is around 20:1, and the microconch is known from only a single well-preserved specimen. Other places from which *Macrocephalites* of the lower Koenigi Zone have been described include Poix in the Ardennes (CORROY 1932), Vendée, Deux-Sèvres and Sarthe in western France (F. DOUVILLÉ 1943), and southern England (BUCKMAN). Yet in these works the only identifiable adults are microconchs. Among these, the best known are those from England:

M. (Pleurocephalites) lophopleurus BUCKMAN, 1922 (Pl. 284)

— — *foliiformis* BUCKMAN, 1922 (Pl. 348)

— — *liberalis* BUCKMAN, 1925 (Pl. 558)

from the Gowerianus Subzone, *metorchus* horizon of Chippenham/Wiltshire. To these should probably be added:

M. (Pleurocephalites) jacobii (CORROY, 1932) (Pl. 5, figs. 5, 6)

— — *subtumidus* WAAGEN. — CORROY (Pl. 10, figs. 1, 2)

— — *elephantinus* WAAGEN. — CORROY (Pl. 11, figs. 1, 2)

from Poix. Besides the specimens figured by BUCKMAN the English collections contain several dozen more, including ones that match those from Poix. Together they give a good impression of the range of variation. They differ consistently from the specimen from the Ipſ, which is more involute and more finely ribbed. Conversely, there are microconchs from the *megaloccephalus* horizon of the Wutach that do resemble the *lophopleurus* assemblage closely, even if they are not identical. Another similar but also not identical assemblage in the collections of the University of Poitiers, so far undescribed, occurs at Pamproux (Deux-Sèvres), in bed 1 of CARIOU (1980, p. 3, Fig. 2); but this lies below the horizon of *Kheraicerias prahecuense* and is thus somewhat older even than the *megaloccephalus* horizon. But two specimens in Poitiers, one [M] and one [m], that resemble *M. macrocephalus* very closely indeed came from St. Vincent-sur-Jard (Vendée), beds 4b–5 of CARIOU (1980, fig. 22), near the top of the *prahecuense* horizon and immediately below the first levels with *Reineckeia* and *Proplanulites* there.

Discussion. — The most recent comprehensive systematic treatment of *Macrocephalites* is that by THIERRY (1978). Comparisons with this work fall into two categories: nomenclatural and taxonomic.

The principal nomenclatural difference has already been discussed. THIERRY's decision to shift the interpretation of *M. macrocephalus* to ZITTEL's concept of the species, now called *M. verus* BUCKMAN, means that *Amm. macrocephalus* as interpreted here and already defined in 1971, does not appear in his genus *Macrocephalites* at all. It would presumably have been included in his genus *Kamptokephalites* (see below). But even leaving aside this nomenclatural point, for those wishing to retain separate morpho-subgeneric divisions within *Macrocephalites*, what should *M. verus* now be called? The only appropriate and available name appears to be *Tmetokephalites* BUCKMAN (see the list of generic names given above). The holotype of the type

species, *T. bathymetus* (1923, pl. 373), almost certainly came from Württemberg, as BUCKMAN correctly surmised. It is septate to only about 60 mm and carries a little bodychamber, but the absence of any of the usual signs of maturity and the complexity of the septal suture leaves no doubt that it is a macroconch, probably juvenile. In all other respects it resembles *M. verus* so closely that it may safely be regarded as a junior synonym. *M. (T.) verus/bathymetus* occurs in the lowest part of the Lower Callovian, lower Herveyi Zone, Keppleri Subzone, *keppleri-suevicum* horizons. It is perhaps commonest in the *quenstedti* horizon. Occasional specimens may occur as extreme variants already in the *hollandi* horizon of the Upper Bathonian. This relatively early age of *M. verus* was also already known in 1971, but THIERRY (p. 440) shows it as ranging from the Kamptus Subzone through what is now the lower half of the Koenigi Zone. (Even more remarkable, he puts the ancestor of *M. verus*, *M. jacquoti* = *Amm. macrocephalus compressus* QU., into the Calloviense Subzone above. Its proper level is Discus Zone and *keppleri* horizon, persisting into the *quenstedti* horizon.)

4.2. Family Reineckeidae HYATT, 1990

Subfamily Reineckeinae HYATT

Genus *Reineckeia* BAYLE, 1878

Type species: *Nautilus anceps* REINECKE, 1818.

REINECKE's work has become more accessible through a translation by HEUBER and HELLER in ZEISS (1972). The text suggests that the specimen figured by REINECKE was the only one he had, hence holotype. It has long been lost. It consisted of a small, coronate, flat-ventered cadicone pyritized nucleus, recognizable as a *Reineckeia* but little more. The modern interpretation of this venerable species, type species of one of the most important groups in the Callovian and index species of another of OPPEL's original Zones, has therefore been almost as uncertain as that of *Amm. macrocephalus*. As there, a major source of the uncertainty lay in its unknown age. REINECKE's allusions to its preservation and origin near Ützing, in northern Franconia, suggested the famous "Goldschnecken" fauna from that locality whose age is latest Lower Callovian, Enodatum Subzone. But a revision of the Franconian ammonites, including those from Ützing, by KUHN (1939) contains nothing resembling REINECKE's figure. Instead, several specimens very close to the latter, figured by SPATH (1928, p. 255, p. 44, figs. 6a–c) and JEANNET (1951, p. 125, pl. 48, figs. 2, 3) all come from Neidlingen, south of Göppingen in the central Swabian Alb, not far from the classical localities of Boll and Gammelshausen, from which the species had already been cited by OPPEL (1857, p. 519), and nowhere near Ützing or northern Franconia as stated. These were collected by MODEL in the 1920's (MODEL 1935, p. 339) who sold material both to ROLLIER in Zürich and to the British Museum in London. Recent excavations for a motorway at nearby Gruibingen have yielded new collections bed by bed. The Enodatum, Medea and Jason Subzones could be clearly distinguished. Pyritized nuclei exactly like those collected by MODEL and closely resembling REINECKE's figure came from the lower Jason Subzone. The Medea Subzone yielded no identifiable *Reineckeia*. The Enodatum Subzone is relatively rich in *Reineckeia*, but the forms are quite different. The age of *R. anceps* seems therefore to be definitely Jason Zone, upper part, confirming the conclusions based on French material arrived at by CARIOU (1984, p. 220); and there seem to be no obstacles in following his widening of the interpretation through all growth-stages up to the

complete adult macroconch as illustrated in his pls. 33–34, all from the Medea Subzone. As for Ützing, the Jason Zone does occur in the region (REUTER 1908, p. 26) even if not at Ützing itself, and well above the "Goldschnecken". REINECKE's reference could therefore have been correct.

Reineckeia quenstedti nom. nov.

pro *Reineckeia franconica* (QUENSTEDT, 1886, non SCHLOTHEIM, 1813)

Pl. 6, figs. 1a, b; text-fig. 13

non 1813 *Ammonites franconicus* SCHLOTHEIM, p. 101.

non 1847 *Ammonites anceps* REINECKE. — D'ORBIGNY, p. 462 partim, pl. 167, figs. 1–3 only. — [Syntype III: = *Reineckeia substeinmanni* LEMOINE, 1910, holotype; refigured by BOURQUIN 1967, pl. 27, figs. 1a, b]

non 1878 *Reineckeia anceps* REINECKE, sp. — BAYLE, p. 56, fig. 1. — [Syntype IV; refigured by BOURQUIN, pl. 27, fig. 3]

1886 *Ammonites anceps franconicus* QUENSTEDT, p. 633, pl. 74, fig. 39, 39r [Syntype I = designated lectotype]; fig. 39q, 39 l [Syntype II].

1928 *R. franconica* QUENSTEDT. — SPATH, p. 259.

1955 *R. (Reineckeia) franconica* (QUENSTEDT). — ZEISS, p. 248.

1984 *Reineckeia (Tyrannites) franconica* (QUENSTEDT). — CARIU, p. 201.

1985 *Reineckeia (Reineckeia) franconica* (QU.). — SCHLEGELMILCH, p. 140, pl. 56, fig. 2 (lectotype designated there).

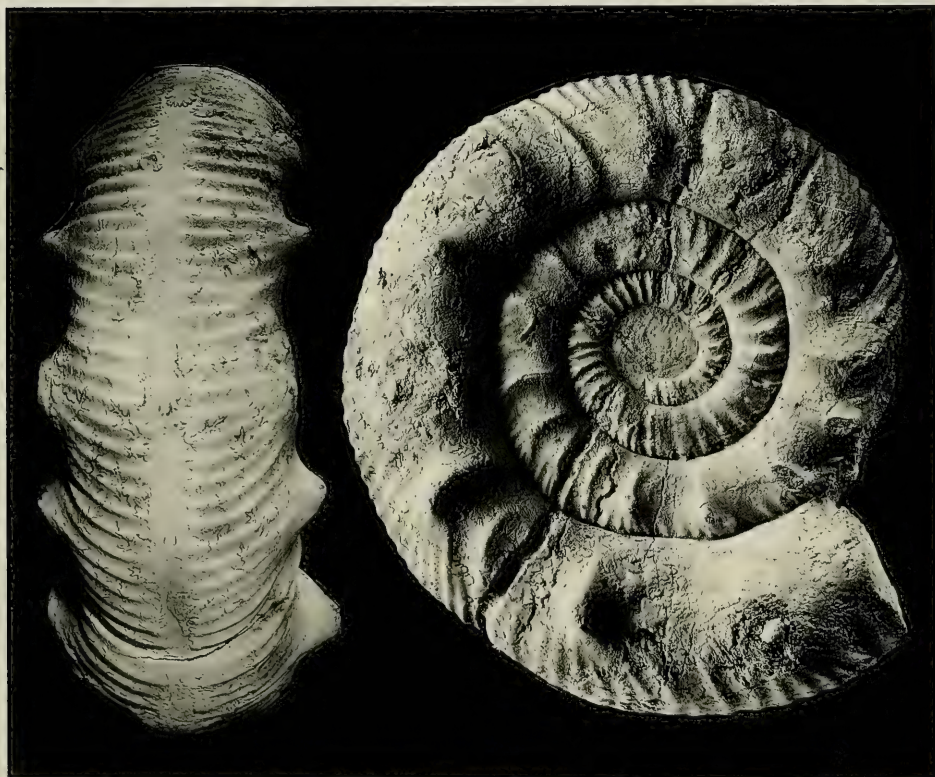


Fig. 13. Lectotype of *Reineckeia quenstedti* nom. nov. pro *R. franconica* (QUENST. non SCHLOTTH.); Macrocephalen-Oolith, bed 5 by matrix, macrocephalus horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; "Nipf" = Ipfl near Bopfingen.

Lectotype: Syntype I, QUENSTEDT (1886, p. 74, fig. 39, 39r), designated by SCHLEGELMILCH (1985), refigured here (fig. 13).

Type locality and horizon: Ipf, bed 5; lower Koenigi Zone, *macrocephalus* horizon.

Discussion. — We do not wish to go into the systematics of the genus *Reineckeia* here beyond the implications of the new material obtained at the Ipf. They are twofold: nomenclatural, and stratigraphic.

As the synonymy indicates, the name *franconicus* attached to *Reineckeia* entered the literature as one of QUENSTEDT's unfortunate trinomina in 1886 and has enjoyed a certain popularity ever since, being retained as that of a clearly distinguished species in the most recent monographic revision by CARIOU (1984). The species was based on an indefinite type series which included at least the four figured syntypes listed in the synonymy. There was thus no holotype, despite CARIOU's reference to syntype I as such. All authors have however based their interpretations on QUENSTEDT's figures, and the designation of one of these (see fig. 13) as lectotype by SCHLEGELMILCH (1985) was only a formality. Of the other syntypes, D'ORBIGNY's III became holotype of *Reineckeia substeinmanni* LEMOINE, and this species has been subsequently reunited with *R. anceps* by CARIOU (1984, p. 220), as has BAYLE's syntype IV.

QUENSTEDT's original species has therefore been subdivided into two taxa of considerably different ages: *R. franconica* s. s. of the lower Koenigi Zone, and *R. anceps* of the lower Jason Subzone. But the name *Amm. franconicus* was already preoccupied by SCHLOTHEIM, who applied it to a species of Upper Pliensbachian *Pleuroceras* [HOWARTH 1958, p. 37, lectotype text-fig. 14, p. 38; = *Pleuroceras spinatum* (BRUGUIÈRE), subj.]. We believe that *R. franconica* (QU.) may be a junior subjective synonym of *Reineckeia rehmanni* (OPPEL, 1857; p. 551), but there are still serious systematic problems to be resolved in this species also. But in any case, before considering questions of conspecificity of two taxa, both should be validly named. We therefore propose the nomen novum *Reineckeia quenstedti* for QUENSTEDT's taxon, type series unchanged, to resolve the homonymy with SCHLOTHEIM's.

Reineckeia grossouvrei PETITCLERC sensu CARIOU

Pl. 6, fig. 2

? 1915 *Reineckeia grossouvrei* PETITCLERC, p. 96, pl. 11, fig. 3 (type).

1984 *Rehmannia (Rehmannia) grossouvrei* (PETITC.). — CARIOU, p. 41; pl. 2, fig. 2; pl. 3, figs. 1a, b, 2a, b.

Material: One fragment, part of two wholly septate whorls. Ipf, bed 5, *macrocephalus* horizon (SMNS 61624/52).

Discussion. — The main purpose of describing the present imperfect specimen is to show that densely-ribbed, non-coronate forms of *Reineckeia* also occur already in the earliest faunas. The specimen differs considerably from PETITCLERC's type, but does resemble some of the forms among the analogous early fauna of horizon III, Rehmanni Subzone, of western France described by CARIOU and grouped together by him under the name *grossouvrei*.

There is also a resemblance to *R. greppini* (OPPEL), a cast in Lyon of whose type was figured by BOURQUIN (1967, p. 34, fig. 1). This came from a then unknown horizon near Trimbach in the northern Jura, which was later identified as early Middle Callovian by ROLLIER (1923, p. 382). Such an age received support from additional material closely resembling the type found in the Medea Subzone, lowest

Middle Callovian, of western France (CARIOU 1984, pl. 12, figs. 2, 3). *R. greppini* is therefore considerably younger than the form from the Ipſ.

4.3. Family Perisphinctidae STEINMANN, 1890

Subfamily Proplanulitinae BUCKMAN, 1921

Genus and subgenus *Proplanulites* TORNQUIST, 1887

Proplanulites (*Propl.*) cf. *subcuneiformis* and cf. *fabricatus* BUCKMAN, 1921 [m]
Pl. 2, figs. 2, 3

cf. 1921 *Proplanulites subcuneiformis* BUCKMAN, p. 37, pl. 227 [m].

cf. 1921 *Proplanulites fabricatus* BUCKMAN, p. 36, pl. 251 [m].

Material: One fragment of bodychamber (SMNS 61624/51) and one phragmocone (KÖSTLIN coll., SMNS 28710): Ipſ, bed 5, *macrocephalus* horizon; and one fragment (SMNS 62375), bed 6a, *megalcephalus* horizon.

Discussion. — The fragment shown in Pl. 2, fig. 2, is that of an adult microconch. Comparison with BUCKMAN's figure is purely morphospecific. His creation of 30 new nominal species based on English types alone (1921, p. 34–42) continues to serve as little more than a terrible example. Abundant new collections in recent years leave little doubt that the assemblage from any one faunal horizon belongs to a single variable, dimorphic biospecies; that the assemblages changed only slowly with time; that individual variants or morphs have considerable vertical ranges; that the value of *Proplanulites* as stratigraphical indicator is therefore low; and that a precise assignment of most of the existing nominal species to their correct horizons may remain impossible. Given enough material, it may be possible in the English Lower Callovian to distinguish three, perhaps four, successive assemblages of *Proplanulites*. The specimens shown here could fit into the lowest of them, in the Gowerianus Subzone, but little more can be said. This Subzone is also the source of *P. koenigi* itself (lectotype figured by ARKELL 1956, pl. 27, fig. 4), and it and *P. subcuneiformis* could represent merely the most involute and evolute microconch extremes in variability of the same species. *P. fabricatus* is the most typical, intermediate form.

Subgenus *Crassiplanulites* BUCKMAN, 1921

Proplanulites (*Crassiplanulites*) *basileus* BUCKMAN, 1921 [M]

Pl. 9, fig. 2

1921 *Proplanulites basileus* BUCKMAN, p. 34, pl. 252 [M]

Material: One phragmocone, probably complete and adult, septate to 230 mm; old collection (SMNS 61952), Ipſ, bed 5 by matrix.

Discussion. — These large, subdiscoidal forms that become wholly smooth on the outer whorls are common and highly characteristic of the English Gowerianus Subzone. The type of *Crassiplanulites crassicosta* BUCKMAN, 1921 (pl. 228A, B), the type species of the genus, in contrast retains strong, coarse ribbing to large diameters and typifies the later faunas of the Calloviense Zone and Subzone. Although BUCKMAN introduced the generic name (1921, p. 41) to indicate this feature of a sculptural character, it is now the only such name based on a macroconch morphospecies and, as such, may continue to fulfil some useful purpose at subgeneric level.

4.4. Family Cardioceratidae SIEMIRADZKI, 1891

Subfamily Arctocephalitinae MELEDINA, 1968

Genus *Chamoussetia* DOUVILLÉ, 1911*Chamoussetia* cf. or aff. *phillipsi* CALL. & WRIGHT, 1989

v 1856 *Ammonites Chamousseti* D'ORBIGNY. — QUENSTEDT, p. 535, pl. 70, fig. 21.

v 1887 *Ammonites Chamousseti* D'ORBIGNY. — QUENSTEDT, p. 806, pl. 90, figs. 18, 18p.

v cf. 1989 *Chamoussetia phillipsi* CALLOMON & WRIGHT, 1989 (nom. nov. pro *Amm. lenticularis* PHILLIPS, 1829, non YOUNG & BIRD, 1828), p. 803, pl. 89, figs. 2a–c.

Material: One incomplete, fragmentary phragmocone; IpF, bed 5, *macrocephalus* horizon (SMNS 61624/14) and the specimen of QUENSTEDT (1856; 1887) from the same locality and the same bed by matrix.

Discussion. — A recent revision of English material revealed that PHILLIPS' traditional name for a well-known Yorkshire species of the middle Koenigi Zone was preoccupied; and that another well-known species from southern England described by BUCKMAN under PHILLIPS' name (*Ch. buckmani* CALL. & WRIGHT, 1989, type *Ch. lenticularis* BUCKMAN, non PHILLIPS, 1924, pl. 462, refigured CALLOMON & WRIGHT, pl. 90) is slightly older, lower Koenigi Zone. The holotype of *Ch. chamousseti* (D'ORBIGNY) (1847, pl. 155, also refigured by CALLOMON & WRIGHT, text-fig. 3, p. 808) is different again, nothing exactly like it having been found in England. It came from an unknown level at Mont-du-Chat, Chanaz, Savoie, and remains so far unique.

The new specimen from the IpF resembles *Ch. phillipsi* in inflation and whorl-section, but its inner whorls are more evolute and strongly ribbed. Comparison with *Ch. buckmani* is difficult because this species is known almost entirely from adult macroconchs only; little has so far been seen of the inner whorls. It does however include variants that are much more inflated than the discoidal holotype, so that the identification of the IpF specimen with *Ch. buckmani* rather than with *Ch. phillipsi* cannot be ruled out on these grounds. The specimen figured by QUENSTEDT also came from the IpF and could represent the late growth-stages of the one figured here. It differs, however, both from *Ch. phillipsi* and from *Ch. buckmani* in having a less lanceolate whorl-section and less strongly differentiated residual secondary ribbing. The forms from the IpF may therefore represent yet another transient of *Chamoussetia*, perhaps intermediate in age between *Ch. buckmani* and *Ch. phillipsi*. The specimen figured by CORROY (1932, pl. 11, figs. 3, 4) from Poix, and hence presumed to be of similar age, is also intermediate in morphology.

"*Ch. chamousseti*" was also recorded from the Macrocephalen-Oolith at Erlbach, 20 km NE of the IpF, by GERSTLAUER (1940, p. 32), and there is a fine phragmocone of diameter 100 mm in the DORN collection in Erlangen from Geyern, near Weissenburg, 30 km E of Erlbach.

4.5. Family Kosmocerotidae HAUG, 1887
Subfamily Gowericeratinae BUCKMAN, 1926

Genus *Keplerites* NEUMAYR & UHLIG, 1892
Subgenus *Gowericeras* BUCKMAN, 1921

Keplerites (*Gowericeras*) *densicostatus* TINTANT, 1963

Pl. 7, fig. 1

- 1963 *Keplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus densicostatus* n. subsp. — TINTANT, p. 141, pl. 15, figs. 1a, b, 2a, b.
cf. 1963 *Keplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* (SOWERBY). — TINTANT partim, p. 121, "population de Poix", pl. 11, figs. 1a–c; pl. 12, fig. 1a, b; pl. 13, figs. 1a, b, 2a, b.
Material: Three adults in situ (SMNS 61624/16, 24, 30) and 2–3 specimens in old collections by matrix; Ip, bed 5, *macrocephalus* horizon.

Discussion. — The retention of *Gowericeras* as subgenus of *Keplerites* is arbitrary. It expresses a sudden major change in morphology from the large forms of the Upper Bathonian (see SPATH 1932) — Lower Callovian, *Herveyi* Zone, *Keplerites* s. s. *kepleri*, to the small forms that reappear, after a faunal gap, in the *K. (G.) toricelli* horizon taken to mark the base of the Koenigi Zone (CALLOMON, DIETL & NIEDERHÖFER 1989, Table 1).

In describing *K. (G.) gowerianus*, TINTANT applied his biometry to a number of heterogeneous assemblages ("populations") arbitrarily assembled from museum material and equally arbitrarily subdivided. His "population de Wiltshire" consisted of a mixture of *K. (G.) metorchus* and *K. (G.) gowerianus* from the English horizons VIII–IX. But he did perceive that the "population de Poix" differed from that of Wiltshire even so, "par l'allure de son ornementation". This is true: the forms from Poix are on the whole more inflated, involute and less serpenticone, the inner whorls more densely and finely ribbed. But instead of assuming the whole assemblage from Poix to be effectively isochronous as he had that from Wiltshire, TINTANT arbitrarily subdivided it into two "subspecies" (sic) on the strength of a single character, the curve of rib-density, singling out about 20% of the sample as *K. (G.) densicostatus*. The differences between the assemblages from Wiltshire and Poix we now know to reflect most probably small differences of age — different faunal horizons.

The specimens from the Ip best match those from Poix. The one figured in pl. 7, fig. 1 fits almost exactly between TINTANT's holotype (his pl. 15, fig. 1) and paratype (fig. 2).

4.6. Family Tuliidae BUCKMAN, 1921
Subfamily Bullatimorphitinae nov.

The "bullati" of the Bathonian-Callovian are emerging ever more clearly as important guide-fossils whose closer study is becoming a matter of urgency. Not only do they have a longitudinally world-wide distribution, but locally they show distinguishable faunal successions that have potentially high value for correlation (cf. WESTERMANN & CALLOMON 1988, pp. 14, 78). The family has hitherto incorporated what can now be clearly recognized as two independent lineages, and it is useful to distinguish these at subfamilial level: *Rugiferites* — *Tulites* — (?) *Morrisiceras*: Tuli-tinae; and *Bullatimorphites* — *Kheraicerias*: Bullatimorphitinae. The earliest known member of the main line is *Bullatimorphites latecentratus* (QUENSTEDT, 1886), from the "Fuscus-Bank" of Laufen, Lower Bathonian, Zigzag Zone, Yeovilensis Subzone.

The latest authenticated record appears to be the curious "*Macrocephalites*" *tuguriensis* (HÉBERT & DESLONGCHAMPS, 1860) from the top Lower Callovian, Eno-datum Subzone (CARIOU, 1984, p. 18). A record of an isolated find by HAHN (1971, pl. 7, fig. 4), allegedly from the Upper Callovian, central Swabian Alb, is unreliable. A re-examination of all the evidence in the light of what is now known about the Callovian stratigraphy of the area suggests strongly that the specimen came in fact from the Lower Callovian, Koenigi Zone, *megalocephalus* horizon. The subsidiary lineage of the Tulininae did not survive beyond the Middle Bathonian, Morrisi Zone.

Genus *Bullatimorphites* BUCKMAN, 1921

Subgenus *Kheraicerias* SPATH, 1924

Bullatimorphites (*Kheraicerias*) *prahecuensis* (PETITCLERC) [M] and sp. aff.

Pl. 3, fig. 4a, b

1915 *Sphaeroceras prahecuense* PETITCLERC, p. 104, pl. 12, fig. 4 (holotype, mon.).

1984 *Bomburites prahecuense* (PETITCLERC). — CARIOU, pl. 1, fig. 3a, b.

Material: 1 specimen (sp. s. s.) from bed 6b (*megalocephalus* horizon) and 1 specimen (sp. aff.) from bed 5 (*macrocephalus* horizon).

Description and comparisons. — The specimens from bed 6 and 5 are slightly different and may be regarded as two transients. *B. prahecuensis* differs from its predecessor *B. bullatus* in being smaller and having a more spheroidal, less spindle-shaped phragmocone. The ribbing is finer and denser, persisting on the adult bodychamber. It retains the style of bidichotomous secondary ribbing characteristic of *Kheraicerias* seen also on the inner whorls of the earlier species, to the end of the phragmocone. Adults of *Bull.* (*Kher.*) *prahecuensis* from the *megalocephalus* horizon attain diameters of 55–60 mm, and are now known from the Ipf to the Wutach area. They appear to be identical with the type assemblage: we are indebted to Dr. CARIOU for casts of a topotype and a chorotype from Pamproux. The species illustrated here is a slightly younger transient from the *macrocephalus* horizon.

Acknowledgments

It gives us pleasure to acknowledge the help we have received from many sources. We are indebted to M. Kapitzke and M. Rieter (Stuttgart) for their enthusiastic participation in the excavations and for the preparation of the collections, and H.-E. Haehl † (Stuttgart) for the photography of the plates. We thank V. Dietze, U. Sauerborn and H. Hager (Aalen) for information and for placing some important specimens in their collections at our disposal, and the ladies G. and U. Schwarz (Bopfingen-Oberdorf) for generously donating a part of the collection of their father, D. Schwarz, to the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart. Dr. M. K. Howarth, London, kindly provided us with casts of the type of Sowerby's *Amm. herveyi* in the Natural History Museum (London). Dr. M. Warth, Stuttgart, gave us information about historical maps. Dr. A. Liebau, Tübingen, allowed us to study some specimens of the Quenstedt type-collection.

References

- ARKELL, W. J. (1951–52): Introductory note on applications submitted to the International Commission on Zoological Nomenclature in regard to the names of certain Jurassic ammonites. — *Bull. zool. Nomencl.*, 2: 163; London.
- (1954): Three complete sections of the Cornbrash. — *Proc. geol. Ass. London*, 65/2: 115–122; London.
 - (1956): *Jurassic Geology of the World*. 757 pp., 27 tabs., 102 figs., 46 pls.; London (Oliver & Boyd).

- ARKELL, W. J. (1957): Sutures and Septa in Jurassic Ammonite Systematics. — Geol. Magazine, **94/3**: 235–248, 4 figs.; London.
- BAIER, F. J. (1757): Joannis Jacobi Baieri Monumenta Rerum Petrificatarum Praecipua Orictographiae Noricae. 102 pp., 6 pls.; Norimbergae.
- BAYLE, E. (1878): Fossiles principaux des terrains. — Explic. Carte géol. France 1/4 (Atlas): pls. 1–158; Paris.
- BENTZ, A. (1924): Über Dogger und Tektonik der Bopfinger Gegend. — Jber. Mitt. oberherr. geol. Ver., N. F., **13**: 1–45, 2 figs., 1 map; Stuttgart.
- BLAKE, J. F. (1905): A monograph of the fauna of the Cornbrash. — Mem. palaeontogr. Soc. London, **1**: 1–100, pls. 1–9; London.
- BOEHM, G. (1912): Beiträge zur Geologie von Niederländisch-Indien. 1. Abt. Die Südküsten der Sula-Inseln Taliabu und Mangoli. 4. Absch. Unteres Callovien. — Palaeontographica, **4/1** (Suppl.): 121–179, pls. 32–44; Stuttgart.
- BUCH, L. VON (1832): Über Ammoniten, über ihre Sonderung in Familien, über die Arten, welche in den älteren Gebirgsschichten vorkommen, und über Goniatiten insbesondere. 56 pp., 5 pls.; Berlin.
- BUCKMAN, S. (1909–30): Yorkshire Type Ammonites. 7 vols., 790 pls.; London (Wesley).
- CALLOMON, J. H. (1955): The ammonite succession in the Lower Oxford Clay and Kellaway's Beds at Kidlington, Oxfordshire, and the Zones of the Callovian Stage. — Phil. Trans. royal Soc. London, B, **239** (no. 664): 215–264, 5 figs., 3 tabs., 2 pls.; London.
- (1964): Notes on the Callovian and Oxfordian Stages. — In: Colloque du Jurassique à Luxembourg 1962: 269–291; Luxembourg.
- (1971): The stratigraphy and ammonite succession of the Oxford and Kimmeridge Clays in the Warlingham borehole. — Bull. geol. Surv. Great Britain, **36**: 147–176, 2 figs., 5 tabs., 3 pls.; London.
- (1980): *Macrocephalites* (SUTNER MS) ZITTEL, 1884 and *Ammonites macrocephalus* SCHLOTHEIM, 1813 (cephalopoda: ammonoidea): Revived proposals. Z. N. (S.) 401. — Bull. zool. Nomencl., **37/2**: 109–113; London.
- (1985): The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae. — Palaeontology, Spec. Pap., **33**: 49–90, 8 figs., 4 pls.; London.
- CALLOMON, J. H., DIETL, G. & NIEDERHÖFER, H.-J. (1989): Die Ammonitenfaunen-Horizonte im Grenzbereich Bathonium/Callovium des Schwäbischen Juras und deren Korrelation mit W-Frankreich und England. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **148**: 1–13, 2 figs., 1 tab.; Stuttgart.
- CALLOMON, J. H., DIETL, G. & PAGE, K. N. (1989): On the ammonite faunal horizons and standard zonation of the Lower Callovian Stage in Europe. — In: 2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy Lisboa 1987: 359–376, 3 tabs.; Lisboa.
- CALLOMON, J. H. & WRIGHT, J. K. (1989): Cardioceratid and kosmoceratid ammonites from the Callovian of Yorkshire. — Palaeontology, **32/4**: 799–836, pls. 88–96; London.
- CARIOU, E. (1980): L'étage callovien dans le Centre-Ouest de la France. I. Stratigraphie et Paléogéographie; II. Les Reineckeidae (Ammonitina): Systématique, dimorphisme et évolution, 1–3. Thèse des Sciences, Univ. Poitier. 828 pps., 276 figs., 71 pls.; Poitier.
- (1984): Les Reineckeidae (Ammonitina, Callovien) de la Tethys occidentale. Dimorphisme et évolution. — Docum. Lab. Géol. Lyon, **8**: 1–460, 69 pls.; Lyon.
- (1985): Biostratigraphic subdivision of the Callovian Stage in the subtethyan province. — In: International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Erlangen 1984: 315–26; Copenhagen.
- CARIOU, E., ELM, S., MANGOLD, CH., THIERRY, J. & TINTANT, H. (1971): Callovien. — In: Les Zones du Jurassique en France. — C. R. Somm. Soc. géol. France, **6**: 16–18; Nancy.
- CORROY, G. (1932): Le Callovien de la bordure orientale du Bassin de Paris. — Mém. Carte géol. France, **1932**: 1–337, 62 figs., pls. 1–39; Paris.
- DIETL, G. (1981): Über *Macrocephalites* (Ammonoidea) aus dem Aspidoides-Oolith und die Bathonium/Callovium-Grenzschichten der Zollernalb (SW-Deutschland). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **68**: 1–15, 5 figs., 1 pl.; Stuttgart.
- (1982): Das wirkliche Fundniveau von *Ammonites aspidoides* OPPEL (Ammonoidea, Mittl. Jura) am locus typicus. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **87**: 1–21, 4 figs., 3 pls.; Stuttgart.

- DIETL, G. & CALLOMON, J. H. (1988): Der Orbis-Oolith (Ober-Bathonium, Mittl. Jura) von Sengenthal/Opf., Fränk. Alb, und seine Bedeutung für die Korrelation und Gliederung der Orbis-Zone. — Stuttgarter Beitr., Naturk., B, **142**: 1–31, 5 figs., 3 tabs., 4 pls.; Stuttgart.
- DOUGLAS, J. A. & ARKELL, W. J. (1928): The stratigraphical distribution of the Cornbrash: I. The southwestern area. — Quart. J. geol. Soc. London, **84**: 117–178, pls. 9–12; London.
- (1932): The stratigraphical distribution of the Cornbrash: II. The northeastern area. — Quart. J. geol. Soc. London, **88**: 112–170; London.
- (1935): Section of Upper Cornbrash at Enslow Bridge, near Oxford. — Quart. J. geol. Soc. London, **91**: 318–322; London.
- DOUVILLÉ, F. (1943): Contribution à l'étude des faunes du Cornbrash. Révision des genres Clydoniceras et Macrocephalites. — Mém. Soc. géol. France, n. s., **48**: 48 pp., 20 figs., 7 pls.; Paris.
- DOUVILLÉ, H. (1878): Note sur le bathonien des environs de Toul et de Neufchâteau. — Bull. Soc. géol. France, **6**: 568–577; Paris.
- DOUVILLÉ, R. (1912): Études sur les Cardiocératidés de Dives, Villers-sur-Mer et quelques autres gisements. — Mém. Soc. géol. France, **45**: 1–77, 79 figs., 5 pls.; Paris.
- GEMMELLARO, G. G. (1872–82): Sopra alcune faune giuresi e liasiche della Sicilia. 434 pp., 21 pls.; Palermo.
- GERSTLAUER, G. (1940): Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Öttingen. — Mitt. Reichsst. Bodenf., Zweigst. München, **35**: 1–71, 1 map; München.
- HAHN, W. (1968): Die Opeiliidae BONARELLI und Haploceratidae ZITTEL (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **10**: 7–72, 10 figs., 5 pls.; Freiburg i. Br.
- (1971): Die Tutilidae S. BUCKMAN, Sphaeroceratidae S. BUCKMAN und Clydoniceratidae S. BUCKMAN (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **13**: 55–122, 13 figs., 9 pls.; Freiburg i. Br.
- HAUG, E. (1887): Über die "Polymorphidae", eine neue Ammonitenfamilie aus dem Lias. — N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., **1887/2**: 89–163, 2 pls.; Stuttgart.
- HÉBERT, M. & EUDES-DESLONGCHAMPS, E. (1860): Mémoire sur les fossiles de Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire). — Bull. Soc. Linnéenne Normandie, **5**: 1–88, 9 pls.; Paris & Caen.
- HOWARTH, M. K. (1958): A monograph of the ammonites of the Liassic family Amaltheidae in Britain. — Monogr. palaeont. Soc. London, **1958**: 1–53, 10 pls.; London.
- HYATT, A. (1900): Cephalopoda. — In: ZITTEL, K. A.: Textbook of Palaeontology [Transl. C. R. EASTMAN], 502–592, figs. 1049–1235; London (Macmillan).
- JEANNET, A. (1951): Stratigraphie und Paläontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. — Beitr. Geol. Schweiz, **13**: 1–240, 544 figs., 107 pls.; Bern.
- KUHN, O. (1939): Die Ammoniten des fränkischen Calloviums. — Nova Acta Leopold., N. F., **6/43**: 451–532, pls. 48–57; Halle/Saale.
- LEMOINE, P. (1910): Paléontologie de Madagascar. VIII. Ammonites de Jurassique supérieur du cercle d'Analalava (Madagascar). — Ann. Paléont., **5**: 2–52, 50 figs., 8 pls.; Paris.
- MAUBEUGE, P. L. (1975): Catalogue des Ammonites du Jurassique supérieur (Callovien à Kimeridgien) du Musée cantonal de Bâle-Campagne. — Tätigkeitsber. naturforsch. Ges. Baselland, **29** (1971–1974): 40–338, numerous figs.; Liestal.
- MODEL, R. (1935): Zur Stratigraphie und Faunistik des schwäbischen Calloviums mit besonderer Berücksichtigung von Franken. — Cbl. Mineral., Geol. Paläont., B, **1935**: 337–345; Stuttgart.
- MÖNNIG, E. (1989): Stratigraphie und Fazies des Calloviums im Raum Porta-Hannover-Hildesheim. — Clausthaler geowiss. Diss., **37**: 1–183, 38 figs., 37 tabs., 3 pls.; Clausthal-Zellerfeld.
- NEUMAYR, M. & UHLIG, V. (1892): Über die von H. Abich im Kaukasus gesammelten Jura-fossilien. — Denkschr. math.-naturwiss. Kl. kaiserl. Akad. Wiss., **59**: 1–122, 6 pls.; Wien.

- OPPEL, A. (1856–58): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 12–14: 1–857, 64 tabs., 1 map; Stuttgart.
- ORBIGNY, A. DE (1842–51): Terrains jurassiques. I. Céphalopodes. 642 pp., 234 pls.; Paris.
- PAGE, K. N. (1988): The stratigraphy and ammonites of the British Lower Callovian. Thesis for PhD, Univ. London [unpublished].
- (1989): A stratigraphical revision for the English Lower Callovian. — Proc. geol. Ass., 100/3: 363–382, 10 figs.; London.
- PHILLIPS, J. (1829): Illustrations of the geology of Yorkshire; or, a description of the strata and organic remains of the Yorkshire coast. 192 pp., 14 pls., 1 map; York & London (Th. Wilson).
- QUENSTEDT, F. A. (1843): Das Flözgebirge Württembergs. 558 pp., 1st ed.; Tübingen (H. Laupp).
- (1845–49): Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Cephalopoden. 580 pp., 36 pls.; Tübingen (Fues).
- (1886–87): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. 2. Der Braune Jura. 441–815, pls. 55–90; Stuttgart (Schweizerbart).
- REINECKE, M. (1818): Maris protogaei Nautilus et Argonautas, vulgo Cornus Ammonis in Agro Coburgico et vicino reperiundos. 90 pp., 13 pls; Coburg (L. C. A. Ahlri imp.).
- REUTER, L. (1908): Die Ausbildung des oberen Braunen Jura im nördlichen Teile der Fränkischen Alb. — Geognost. Jh., 20: 1–118, 13 figs., 4 maps; München.
- RIEBER, H. (1961): Ein *Clydonicerias discus* (Sow.) aus der "Fuscus-Bank" der Südwestalb. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1961/2: 94–97, 2 figs.; Stuttgart.
- SALFELD, H. (1921): Kiel- und Furchenbildung auf der Schalenaußenseite der Ammonoiten in ihrer Bedeutung für die Systematik und Festlegung von Biozonen. — Cbl. Mineral., Geol., Paläont., 1921: 343–347; Stuttgart.
- SCHLEGELMILCH, R. (1985): Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. 284 pp., 15 figs., 59 pls.; Stuttgart (G. Fischer).
- SCHLOTHEIM, E. F. v. (1813): Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. — Taschenbuch Mineralogie, 7/1: 3–134, 4 pls.; Frankfurt am Main.
- (1820–23): Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung einer Sammlung versteinelter und fossiler Überreste des Tier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert. 437 pp., pls. 15–29; Gotha.
- SIEMIRADZKI, J. v. (1891): Fauna kopalna warstw oksfordzkich i Kimerydzkich w okregu krakowskim i przyleglych cześciach Królestwa Polskiego. Część I: Główny. — Pamiętnik Akademii umiejętności w Krakowie, wydział matematycznoprzyrodniczy, tomu ośmiennastego Zeszyt I, 18, 92 pp., 5 pls.; Kraków.
- SPATH, L. F. (1927–33): Revision of the Jurassic cephalopod, faunas of Kachh (Cutch). — Mem. geol. Surv. India Palaeont. Indica, 9/2 (1–6): 945 pp., 130 pls.; Calcutta.
- (1932): The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland). — Medd. Grønl., 87/7: 1–158, 26 pls.; Copenhagen.
- SOWERBY, J. (1812–21): The mineral conchology of Great Britain. Vol. 1–6, 1236 pp., 609 pls.; London.
- STEINMANN, G. & DÖDERLEIN, L. (1890): Elemente der Paläontologie. 848 pp., 1030 figs.; Leipzig (W. Engelmann).
- THIERRY, J. (1978): Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). — Mém. géol. Univ. Dijon, 4: 490 pp., 175 figs., 36 pls.; Dijon.
- TINTANT, H. (1963): Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. — Publ. Univ. Dijon, 24: 500 pp., 92 figs., 58 pls.; Dijon.
- WESTERMANN, G. (1967): The umbilical lobes of Stephanoceratacean ammonites. — J. Paleont., 41/1: 259–261, 1 fig.; Tulsa/Oklah.
- WESTERMANN, G. E. G. & CALLOMON, J. H. (1988): The Macrocephalitinae and associated Bathonian and early Callovian (Jurassic) ammonites of the Sula Islands and New Guinea. — Palaeontographica, A, 203/1–3: 1–90, 24 figs., 2 tabs., 19 pls.; Stuttgart.
- WOODWARD, H. B. (1894–95): The Jurassic rocks of Britain. — Mem. geol. Surv. U. K., 4: 1–628, 5: 1–499; London.

- WRIGHT, T. (1872): On the correlation of the Jurassic rocks, in the Department of the Côte-d'Or, France, with the Oolitic formations in the counties of Gloucester and Wiltsh., England. — Proc. Cotteswold Naturalists Field Club, 5: 143–237; Gloucester.
- YOUNG, G. M. & BIRD J. (1828): A geological survey of the Yorkshire coast; describing the strata and fossils occurring between the Humber and the Tees, from the Germany Ocean to the plain of York. 322 pp., 17 pls., 1 map; Whitby [second edition].
- ZEISS, A. (1955): Stratigraphie des Callovien und Unter-Oxfordien bei Blumberg (Südbaden). — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., 1: 239–266, figs. 29–31, pls. 9–10; Freiburg i. Br.
- (1972): Diskussion der Beschreibungen Reinecke's von Ammoniten, Ceratiten und Nautiloideen aus dem Mesozoikum des nördlichen Bayern. — Erlanger geol. Abh., 90: 31–40, 1 Tab.; Erlangen.
- ZIETEN, C. H. v. (1830–33): Die Versteinerungen Württembergs. 102 pp., 72 pls.; Stuttgart, (Verlag & Lithographie der Expedition des Werkes unserer Zeit).
- ZITTEL, K. A. v. (1884): Handbuch der Palaeontologie. 1–2, 893 pp., 1109 figs.; München & Berlin (R. Oldenbourg).

Addresses of the authors

Prof. Dr. J. H. Callomon, Department of Chemistry, University College London, 20 Gordon Street, London WC 1H OAJ, UK.

Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

Dipl.-Geol. H.-J. Niederhöfer, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart.

Plate 1

- Fig. 1a, b. *Macrocephalites* (*Macr.*) *macrocephalus* (SCHLOTH.) [M], phragmocone; Macrocephalen-Oolith, bed 5 by matrix, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; Blasienberg near Kirchheim am Ries, eastern Swabian Alb, SW-Germany; coll. D. Schwarz 1982; SMNS no. 61625. — x1.



a1b

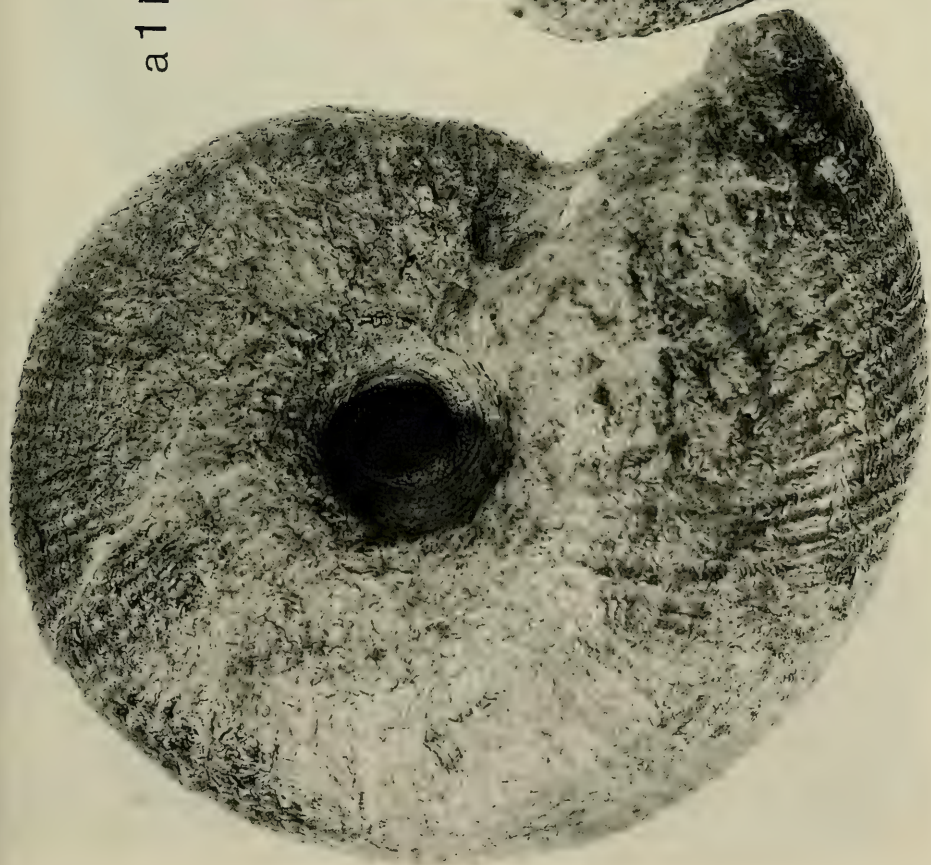


Plate 2

- Fig. 1. *Macrocephalites (Macr.) macrocephalus* (SCHLOTH.) [M], phragmocone with beginning of bodychamber; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipfl between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/12. — x1.
- Fig. 2. *Proplanulites (Propl.) cf. subcuneiformis* BUCKM. [m], fragment of bodychamber; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipfl between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/51. — x1.
- Fig. 3a, b. *Proplanulites (Propl.) cf. fabricatus* (BUCKM.) [m], inner whorls; Macrocephalen-Oolith, bed 5 by matrix, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; Ipfl near Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; coll. E. Köstlin 1966; SMNS no. 28710. — x1.

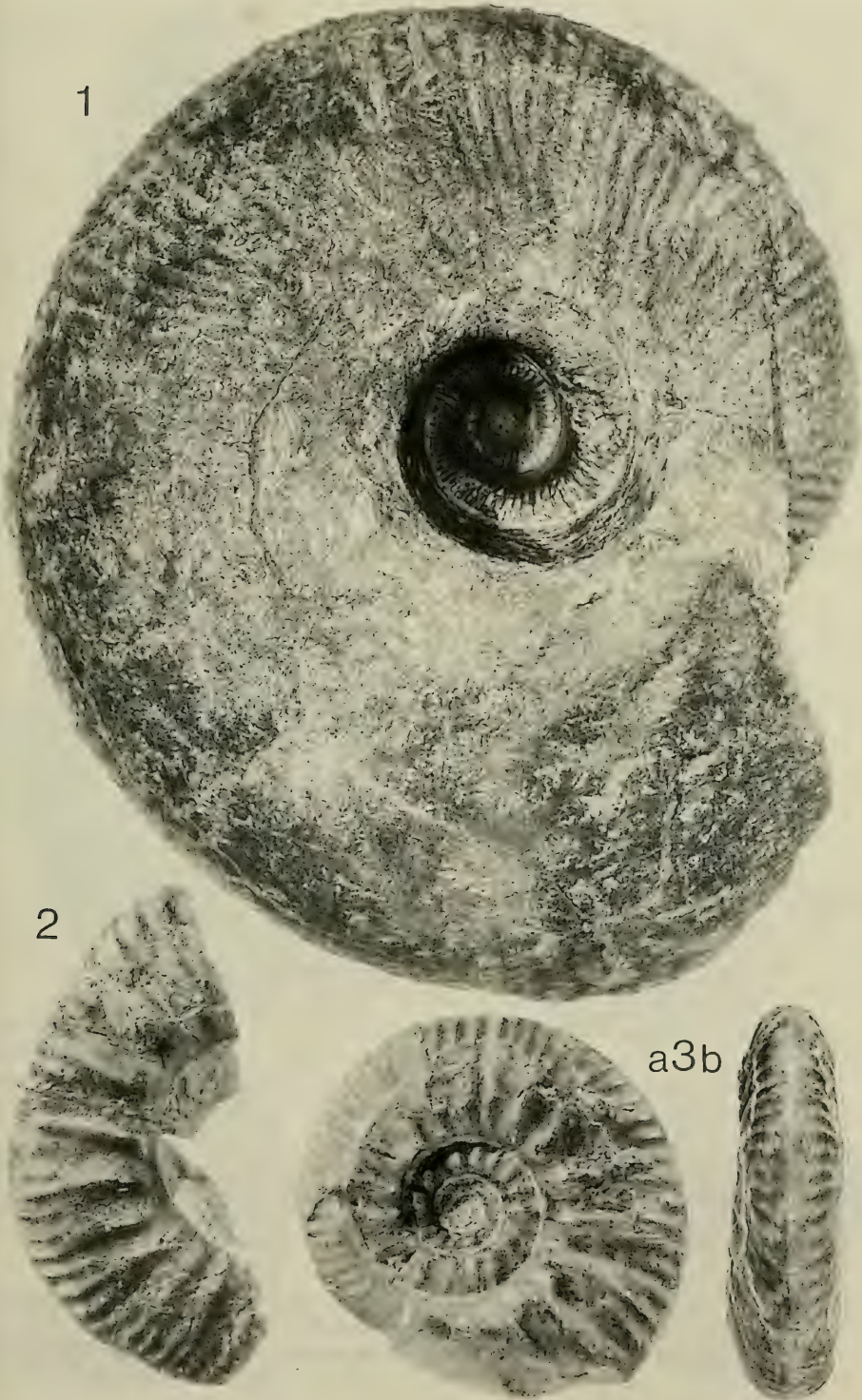


Plate 3

- Fig. 1a, b. *Macrocephalites (Macr.) macrocephalus* (SCHLOTH.) [M], inner whorls; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/8. — x1.
- Fig. 2a, b. *Macrocephalites (Macr.) macrocephalus* (SCHLOTH.) [M], inner whorls; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/27. — x1.
- Fig. 3. *Macrocephalites (Macr.) macrocephalus* (SCHLOTH.) [M], inner whorls; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/21. — x1.
- Fig. 4a, b. *Bullatimorphites (Kheraicerias) aff. prahecuensis* (PETITCL.) [M], adult specimen; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. H. Hager, Aalen; SMNS no. 61624/23. — x1.

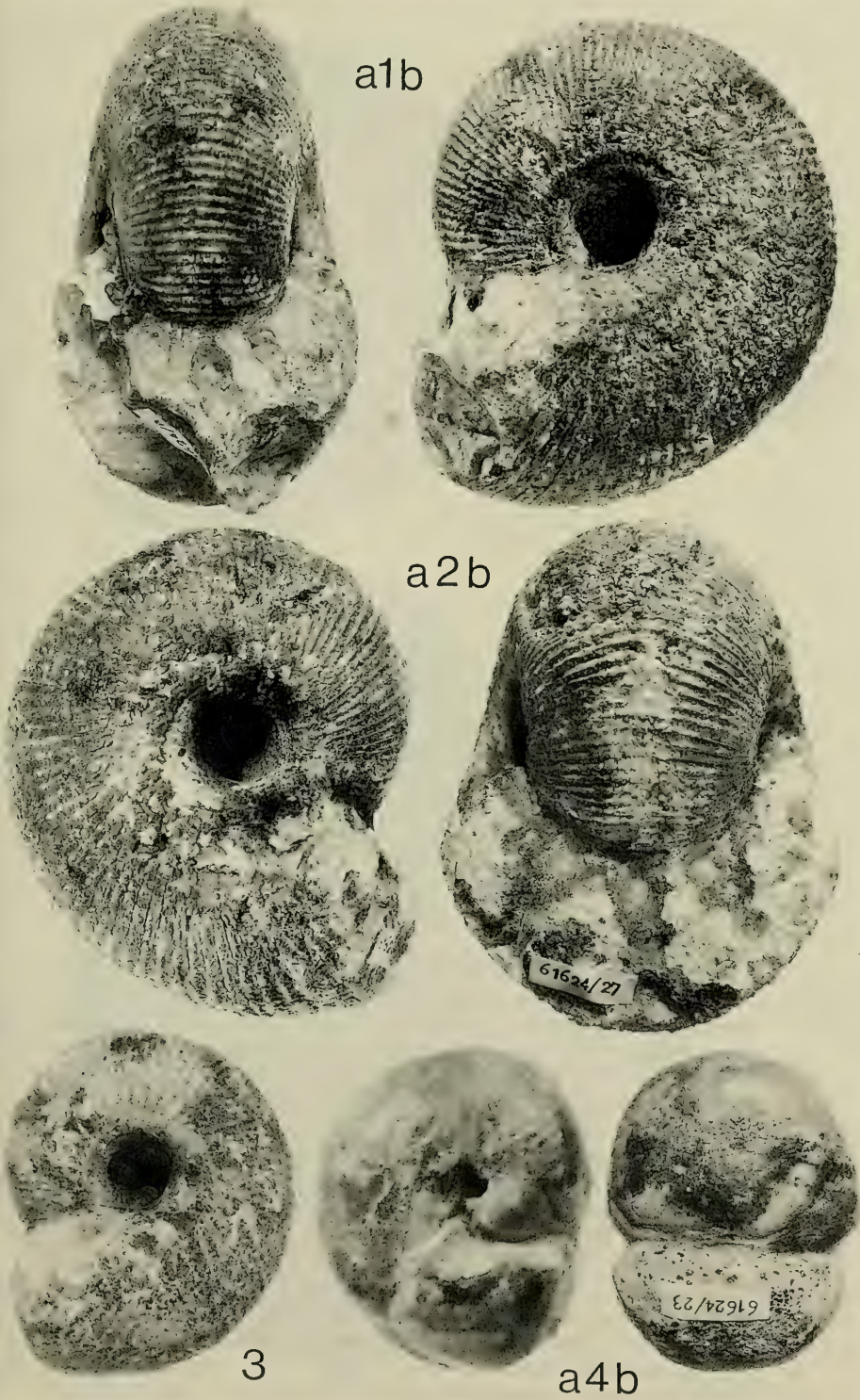
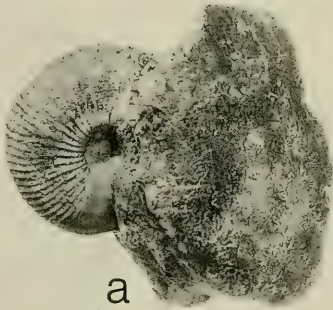


Plate 4

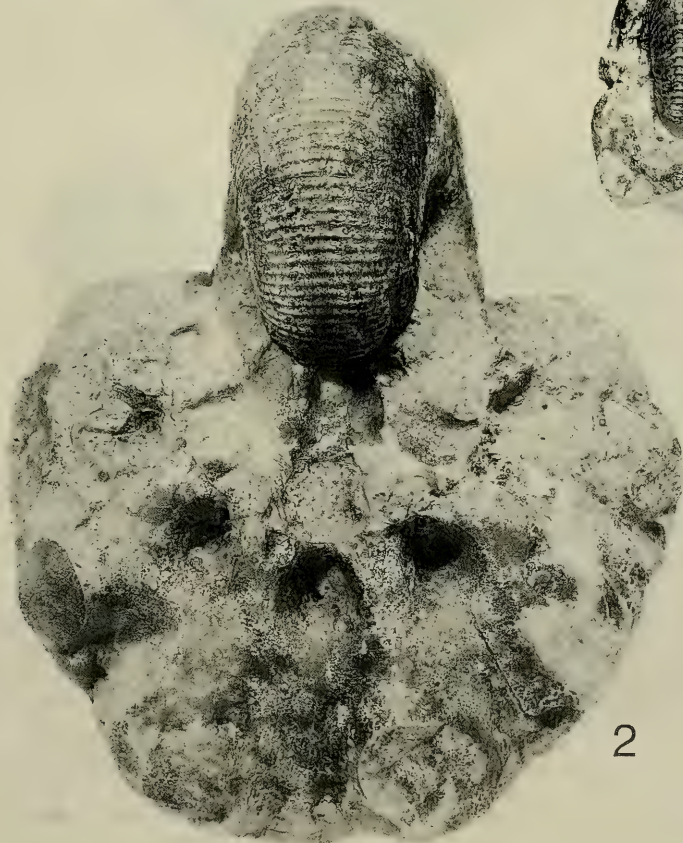
- Fig. 1. *Macrocephalites (Macr.) macrocephalus* (SCHLOTH.) [M], phragmocone; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the IpF between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/29. — $\times 1/2$.
- Fig. 2. *Macrocephalites (Macr.) macrocephalus* (SCHLOTH.) [M], compared with the outer whorl the inner whorls are compressed; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the IpF between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/7. — $\times 1$.
- Fig. 3a, b. *Chamoussetia* cf. or aff. *phillipsi* CALLOMON & WRIGHT [M], phragmocone; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the IpF between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/14. — $\times 1$.



1



a
3
b



2

Plate 5

- Fig. 1. *Macrocephalites (Pleurocephalites)* aff. *folliiformis* BUCKM. [m], adult specimen; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/28. — x1.
- Fig. 2a, b. *Homoeoplanulites (Parachoffatia)* aff. *funatus* (OPPEL) [M], inner whorls; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/18. — x1.

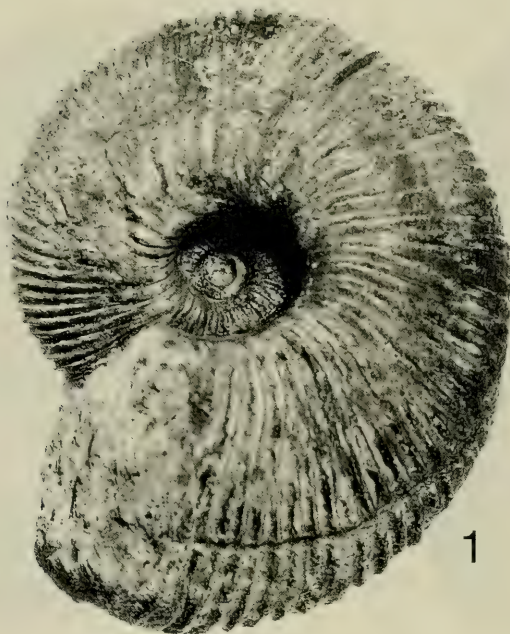
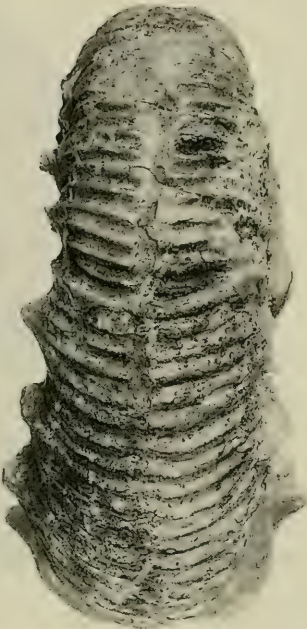


Plate 6

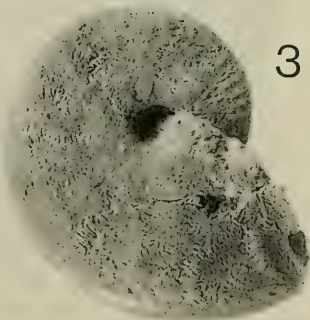
- Fig. 1a, b. *Reineckeia quenstedti* nom. nov. pro *R. franconica* (QUENST. non SCHLOTH.) [M], juvenile specimen; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the IpF between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/19. — x1.
- Fig. 2. *Reineckeia grossouvrei* PETITCL. [M], fragment of phragmocone; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the IpF between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/52. — x1.
- Fig. 3. *Paroxycerites subdiscus* (D'ORB.) [M], inner whorls; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the IpF between Kirchheim am Ries and Bopfingen; eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/53. — x1.



a1b



2



3

Plate 7

- Fig. 1. *Keplerites (Gowericeras) densicostatus* TINT. [M], adult specimen; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/24. — x1.
- Fig. 2. *Homoeoplanulites (Homoeopl.)* aff. *furculus* (NEUM.) [m], adult specimen; Macrocephalen-Oolith, bed 5 by matrix, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; Blasienberg near Kirchheim am Ries, eastern Swabian Alb, SW-Germany; coll. D. Schwarz 1982; SMNS no. 61678. — x1.



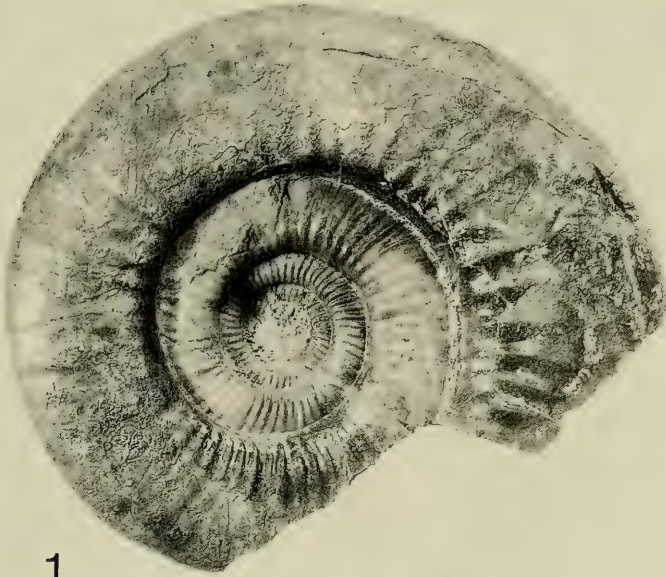
Plate 8

- Fig. 1. *Choffatia (Subgrossouvria) recuperoi* (GEMM.) [M], phragmocone; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/6. — x1/2.
- Fig. 2. *Indosphinctes (Ind.)* aff. *spirorbis* (NEUM.) [M], adult specimen with beginning of bodychamber; by matrix Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; Blasienberg near Kirchheim am Ries, eastern Swabian Alb, SW-Germany; coll. D. Schwarz 1982; SMNS no. 61626. — x1/2.



Plate 9

- Fig. 1. *Indosphinctes (Ind.)* nov. sp. [M]; Macrocephalen-Oolith, bed 5, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; eastern slope of the Ipf between Kirchheim am Ries and Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; leg. G. Dietl, M. Kapitzke, H.-J. Niederhöfer and M. Rieter 1986; SMNS no. 61624/3. — x1/2.
- Fig. 2. *Proplanulites (Crassiplanulites) basileus* BUCKM. [M]; phragmocone of an adult specimen; Macrocephalen-Oolith, bed 5 by matrix, *macrocephalus* horizon, Gowerianus Subzone, Koenigi Zone; Ipf near Bopfingen, eastern Swabian Alb, SW-Germany; old coll.; SMNS no. 61952. — x1/2.



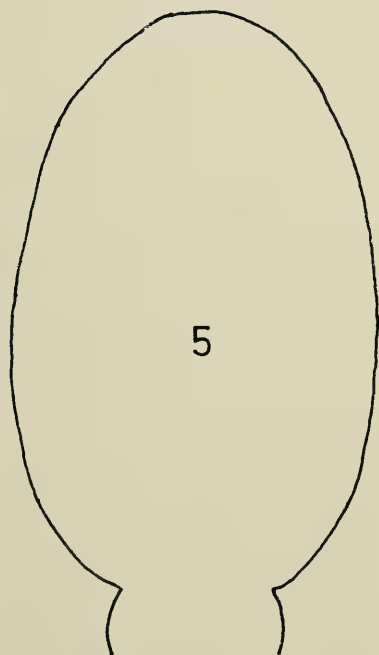
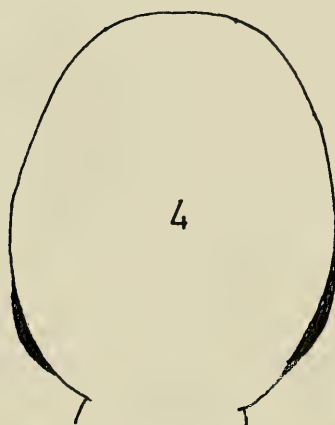
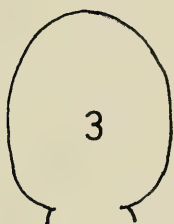
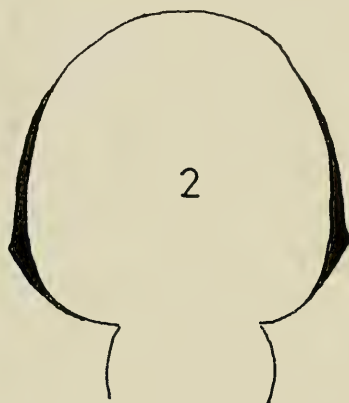
1



2

Plate 10

- Fig. 1. *Choffatia (Subgrossouvria) recuperoi* (GEMM.) — specimen of pl. 8, fig. 1.
Fig. 2. *Reineckeia grossouvrei* PETITCL. — specimen of pl. 6, fig. 2.
Fig. 3. *Homoeoplanulites (Homoeopl.) aff. furculus* (NEUM.) — specimen of pl. 7, fig. 2.
Fig. 4. *Indosphinctes (Ind.)* nov. sp. — specimen of pl. 9, fig. 1.
Fig. 5. *Proplanulites (Crassiplanulites) basileus* BUCKM. — specimen of pl. 9, fig. 2.
Fig. 6. *Indosphinctes (Ind.) aff. spirorbis* (NEUM.) — specimen of pl. 8, fig. 2.
All figures 1:1.



ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 186	5 S.	Stuttgart, 30. 5. 1992
----------------------------	--------	---------	------	------------------------

Walter Müller
Fachmann für Jura-Schwämme
70 Jahre alt



Am 27. 1. 1992 vollendete sich für Walter Müller das 70. Lebensjahr. Er hat seinen Geburtstag im engsten Familienkreis gefeiert. Das Jubiläum bietet willkommenen Anlaß, Leben und Werk dieses Mannes zu würdigen. Für das Staatliche Museum für Naturkunde Stuttgart ist das Jubiläum zudem eine Gelegenheit, ihm für seine Verdienste um die Jura-Schwammsammlung des Museums herzlichen Dank zu sagen.

Walter Müller wurde am 27. 1. 1922 in Stuttgart-Bad Cannstatt geboren. Nach dem Studium der Architektur an der damaligen Technischen Hochschule Stuttgart stieg er in das Berufsleben als Industrie-Architekt ein. Etwa ab 1970 begann er, sich intensiv mit den Jura-Schwämmen der Schwäbischen Alb zu beschäftigen. Es ist ihm gelungen, sich als Autodidakt in die wissenschaftliche Materie der Jura-Schwämme einzuarbeiten. Kein Schwammspezialist konnte ihm damals den Einstieg in dieses Arbeitsgebiet erleichtern, denn es gab zu dieser Zeit im deutschsprachigen Raum keinen entsprechenden Fachmann. Heute ist er der Fachmann, an den sich junge Kollegen in Fragen über die Jura-Schwämme wenden.

Aus gesundheitlichen Gründen mußte Walter Müller 1978 vorzeitig aus dem Berufsleben ausscheiden. Eine schwere Krankheit, die zunehmend den Körper, nicht aber den Geist, schwächt, war bei ihm ausgebrochen. Trotzdem, oder vielleicht gerade deshalb, ist er in dieser Zeit so rasch und so tief in die Materie der Jura-Schwämme eingedrungen.

Schon durch seine ersten Veröffentlichungen über Jura-Schwämme wurde die Fachwelt auf ihn aufmerksam. Dabei ist er kein Mann großer Worte, vielmehr kennzeichnet ihn eine stille Bescheidenheit, gepaart mit der Fähigkeit, sich immer wieder selbstkritisch auch mit den eigenen Forschungsergebnissen auseinanderzusetzen. Seine in- und ausländischen Kollegen – fast alle haben persönlichen Kontakt zu ihm – schätzen bei ihm hoch, daß er sich in offenen Fragen ein gründliches und ausgewogenes Urteil zu bilden vermag. Sicher hat sein Beruf als Architekt ganz wesentlich dazu beigetragen, daß er es ausgezeichnet versteht, die Form und den Aufbau eines Schwammes anschaulich darzustellen. Seine bildhaften Beschreibungen stellen das Charakteristische prägnant und anschaulich vor Augen. Seine zeichnerischen Fähigkeiten erlauben es ihm, über die Möglichkeiten der Fotografie hinaus das Wesent-

liche der von ihm untersuchten Schwämme herauszustellen. Alle Untersuchungsarbeiten, auch die technischen, führt er selbst in seinem Heim durch, angefangen von den Schnitten mit Hilfe einer kleinen Gesteinssäge über die Lackfilmabzüge bis zu den fotografischen Arbeiten, für die er sich eigens ein Fotolabor eingerichtet hat, in dem er von der Aufnahme bis zum Abzug alles selbst machen kann. Durch Lackfilmabzüge gelingt es ihm, die Internstrukturen eines Schwammes darzustellen. Meist ist dies ein mühevolleres Unterfangen, denn nicht oft weisen geschnittene Schwämme solche Strukturen auf. Damit konnte er immer wieder überzeugend darlegen, daß die äußere Gestalt eines Schwammes nur von sehr beschränkter systematischer Bedeutung ist.

Walter Müller hat schon als Bub hin und wieder Fossilien gesammelt. Allerdings wurde daraus erst nach dem Krieg ein regelrechtes Hobby. Dies führte ihn 1951 zur VFMG (Vereinigung der Freunde der Mineralogie und Geologie). In dieser Gesellschaft gehörte er sofort zu den besonders engagierten Mitgliedern. Es verwundert deshalb nicht, daß er noch in den 50er Jahren versuchte, mit kleinen Beiträgen über südwestdeutsche Fossilvorkommen in der Zeitschrift „Der Aufschluß“ das Sammeln von Fossilien einem größeren Kreis von interessierten Personen nahezubringen. Als sich später die Bezirksgruppe Stuttgart der VFMG konstituierte, gehörte er zu den Gründern. 1974–78 leitete er diese Gesellschaft. Persönliche Enttäuschung über den zunehmenden Einfluß von Mitgliedern, die mehr Interesse am Handel mit Mineralien und Fossilien hatten, veranlaßten ihn nach vier Jahren, diese Aufgabe wieder abzugeben. Inzwischen war Walter Müller voll in das Fachgebiet „Jura-Schwämme“ eingestiegen.

Wir lernten uns vor 20 Jahren im Steigenclub kennen. Unsere gemeinsame Begeisterung für den Schwäbischen Jura und seine Fossilien führten uns bald zusammen. Daraus entwickelte sich ein freundschaftlich-kollegiales Verhältnis, das bis heute besteht. Einmal stellte ich ihm die Frage, warum er ausgerechnet auf die Schwämme gekommen sei. Seine Antwort: „Auf Exkursionen fiel mir immer wieder auf, wie die meisten Sammler die Schwämme achtlos liegen ließen. Das hat mich so geärgert, daß ich beschloß, mich gerade diesen so stiefmütterlich behandelten Fossilien zu widmen.“

1972 stellte er sich erstmals der Fachwelt mit einer interessanten wachstumsökologischen Studie über *Pachyteichisma* vor. Die intensiven Kontakte zu Kollegen vom Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Tübingen und vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart machten aus dem ursprünglichen Sammler nun sehr rasch den Forscher. Weitere Publikationen folgten. Im traditionsreichen Steigenclub berichtete Walter Müller mehrfach vor einem Sammler- und Fachpublikum kenntnisreich über die Jura-Schwämme.

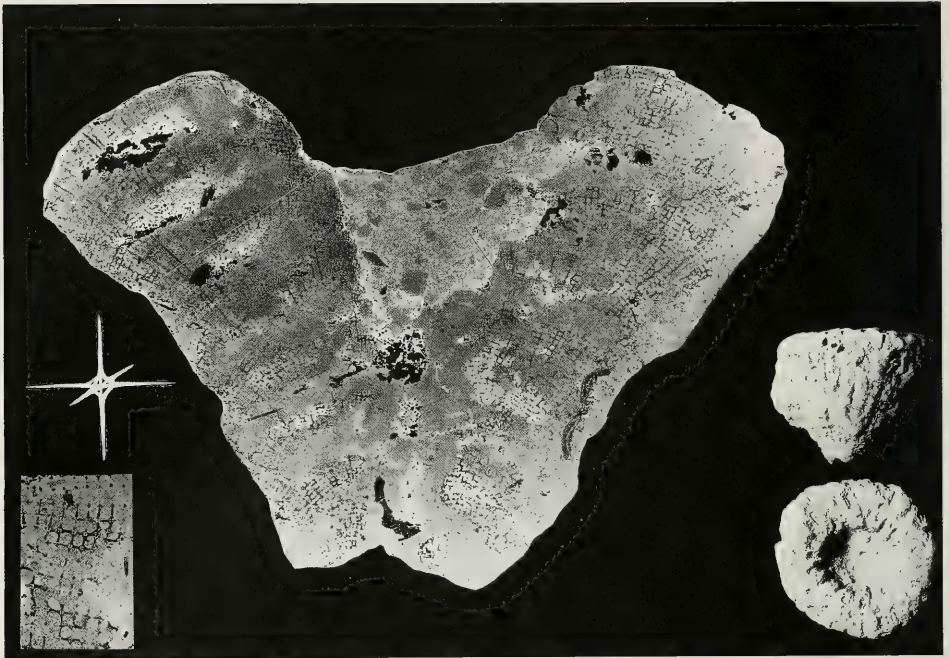
Schon 1973 wurde er in Würdigung seiner Kenntnis über die Jura-Schwämme zum Fachmitglied des Vereins zur Förderung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart ernannt. 1978 konnte ich ihn dann nach Aufgabe seiner oben erwähnten Vorstandschaft in der VFMG für ein neues Engagement gewinnen. Er wurde nun ehrenamtlicher Mitarbeiter am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. An dieser Institution erhielt er einen festen Arbeitsplatz und betreut seitdem eigenverantwortlich und mit großem Erfolg die Sammlung der Jura-Schwämme. Deren Bestand hat er seitdem durch Einbringung seiner Privatsammlung und durch Stiftungen von angesprochenen Privatsammlern verdreifachen und darüberhinaus vorbildlich bestimmen und ordnen können. Zur eigenen Übersicht und auch, um das



Walter Müller – ein Forscher aus Leidenschaft.

System der Sammlung anderen verständlich zu machen, erstellte Walter Müller einen Bestimmungskatalog (unveröffentlicht), in dem er jeweils alle wichtigen Merkmale einer bestimmten Schwammgruppe in Posterform (siehe abgebildetes Beispiel) zusammenstellte. Dank seiner Tätigkeit ist die Sammlung der Jura-Schwämme am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart inzwischen zu einer der umfangreichsten, vollständigsten und daher bedeutsamsten Sammlungen auf diesem Gebiet geworden.

Besonders erwähnt sei hier seine ausgezeichnete Sammlung von Kalkschwämmen, die zur Grundlage für eine entsprechende Monographie über diese Gruppe wurde. In dieser Arbeit konnte Walter Müller auch einige von ihm neu entdeckte Arten erstmals der Fachwelt vorstellen. Er hat mit dieser und all den anderen Arbeiten nicht unwesentlich dazu beigetragen, daß es in den vergangenen Jahren zu einer Renaissance der fossilen Schwämme kam. Für seine Verdienste um die Erforschung der Jura-Schwämme erhielt er deshalb 1988 von der Paläontologischen Gesellschaft die „Karl-Alfred-v.-Zittel-Medaille“ überreicht. So reiht sich schon jetzt Walter Müller



Beispiel eines Posters zur Systematik der Jura-Schwämme, zusammengestellt von Walter Müller; unveröffentlicht.

würdig in die Reihe der bekannten Erforscher von Jura-Schwämmen aus Süddeutschland, wie R. KOLB und A. SCHRAMMEN, ein.

Trotz der inzwischen sich verschlimmernden Krankheit hat Walter Müller das Forschen an Jura-Schwämmen nicht eingestellt. Ermöglicht wird ihm dies allein durch die aufopferungsvolle Unterstützung durch seine Frau. Zur Zeit beschäftigt er sich mit der Beschreibung einer bisher unbekannten, großen Kieselschwamm-Art aus dem Korallenkalk (Weißjura zeta) von Gerstetten. Wir freuen uns auf die Fertigstellung dieser Arbeit und wünschen dem Jubilar noch viele schöne Stunden bei der Beschäftigung mit Jura-Schwämmen. In diesem Sinne gratulieren ihm die Kollegen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart noch nachträglich recht herzlich zu seinem 70. Geburtstag.

Gerd Dietl

Veröffentlichungen von Walter Müller

- MÜLLER, W. (1953): Oberkirchberger Mittelmiozän. — Der Aufschluß, 4/10–11: 159–160, 1 Abb.; Roßdorf.
- (1954): Das Obermiozän im Randecker Maar. — Der Aufschluß, 5/5: 86–88, 3 Abb.; Roßdorf.
 - (1954): Verkieselte Fossilien von Nattheim. — Der Aufschluß, 5/9: 188–189, 1 Abb.; Roßdorf.
 - (1955): Posidonienschiefer (Lias Epsilon) im Versteinerungsschutzgebiet Holzmaden. — Der Aufschluß, 6/4: 67–70, 4 Abb.; Roßdorf.
 - (1955): Weiß-Jura-Spongien von der Schwäbischen Alb. — Der Aufschluß, 6/12: 288–289, 3 Abb.; Roßdorf.
 - (1956): *Chondrites angulati* ENGEL. — Der Aufschluß, 7/4: 82–83, 2 Abb.; Roßdorf.
 - (1957): Lias Beta-Gamma bei Nürtingen (Württemberg). — Der Aufschluß, 8/1: 15–16, 1 Abb.; Roßdorf.
 - (1958): Braun-Jura Alpha von Heiningen. — Der Aufschluß, 9/6: 163–164, 2 Abb.; Göttingen.
 - (1961): Ammoniten aus dem untersten Weiß-Jura der Schwäbischen Alb. — Der Aufschluß, 12/8: 211–212, 2 Abb.; Göttingen.
 - (1972): Beobachtungen an der hexactinelliden Juraspongie *Pachyteichisma lamellosum* (GOLDF.). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 2: 1–10, 6 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.
 - (1974): Beobachtungen an der hexactinelliden Juraspongie *Casearia articulata* (SCHMIDEL). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 12: 1–19, 6 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.
 - (1978): Beobachtungen zur Ökologie von Kieselspongien aus dem Weißen Jura der Schwäbischen Alb. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 37: 1–15, 6 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.
 - (1983): Anfertigen von Folienabzügen. — In: ADAM, K. D., FLÜGGE, H.-U. & RATHGEBER, TH.: Fossilien — von der Bergung zur Ausstellung. — Museumsmagazin, 1:38–40, 2 Abb.; Stuttgart.
 - (1984): Die Kalkschwämme der Unterordnung Inozoa STEINMANN aus dem Oberen Jura von Württemberg (SW-Deutschland). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 100: 1–85, 4 Abb., 24 Taf.; Stuttgart.
 - (1987): Revision der Gattung *Cnemidiastrum* (Demospongia, Rhizomorina) nach Material aus dem Weißen Jura der Schwäbischen Alb. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 129: 1–51, 9 Abb., 12 Taf.; Stuttgart.
- MEYER, K. F., MÜLLER, W. & ÜBELACKER, L. (1987): Die Schwamm- und Begleitfauna eines Schwammriffs der Unteren Malm in der Oberpfalz. — Geol. Bl. NO-Bayern, 37/1–2: 63–88, Taf. 1–6; Erlangen.
- MÜLLER, W. (1988): Revision der Gattungen *Hyalotragos* und *Pyrgochoonia* (Demospongia, Rhizomorina) nach Material aus dem Weißen Jura der Schwäbischen Alb. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 143: 1–31, 6 Abb., 7 Taf.; Stuttgart.
- FRANZ, M. & MÜLLER, W. (1988): Kieselschwämme aus dem Parkinsonien-Oolith von Sengenthal b. Neumarkt/Opf. (Fränkische Alb.). — Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., 70: 215–227, 2 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.
- MÜLLER, W. (1990): *Casearia depressa* KOLB, eine hexactinellidae Kieselspongie aus dem Weißjura Schwabens. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 162: 1–7, 3 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- (1991): Observations on the Jurassic hexactinellid sponge *Tremadictyon radicum* (QUENSTEDT). — In: REITNER, J. & KEUPP, H. (Hrsg.): Fossil and Recent Sponges: 36–42, 4 Abb.; Berlin & Heidelberg (Springer).

Anschrift des Verfassers:

Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, W-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, W-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 187	10 S., 4 Abb.	Stuttgart, 31. 8. 1992
----------------------------	--------	---------	---------------	------------------------

Fossile Krokodil-Eischalen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Ulm-Westtangente, Baden-Württemberg)

Fossil Crocodilian Eggshells from the Lower Freshwater Molasse
(Early Miocene) of Ulm (Ulm-Westtangente, Baden-Württemberg)

Von Rolf Kohring, Berlin

Mit 4 Abbildungen

Summary

Fossil eggshells from the Lower Freshwater Molasse (Lower Miocene) of Ulm (Baden-Württemberg) are described. Due to their microstructure, dimension, and architecture, they are assigned to crocodiles. Their paleoecological significance is discussed briefly.

Zusammenfassung

Fossile Eischalen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg) werden beschrieben. Aufgrund ihrer Mikrostruktur, ihrer Dimension und Architektur werden sie Krokodilen zugeordnet. Ihre palökologische Bedeutung wird kurz diskutiert.

1. Einleitung

Die Fundstelle Ulm-Westtangente ist Anfang 1987 entdeckt worden. Bei den anschließend vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) durchgeführten Grabungen, die bis in den Dezember 1987 andauerten, konnte eine reiche Wirbeltierfauna geborgen werden, die als die umfangreichste aus dem Untermiozän in Deutschland gilt (HEIZMANN et al. 1989). Nach dem Faunenbestand und der geologischen Situation konnten die Ablagerungen der Unteren Süßwassermolasse (Untermiozän) zugeordnet werden. Das präzise Alter der Schichten wird von HEIZMANN et al. (1989) mit Agenium (Niveau MN 2a) angegeben (WERNER 1992). Der überwiegende Teil des Materials stammt aus einer Kalkmergellage, in der sich etwa 10 000 Reste von Groß- und Kleinwirbeltieren fanden. Einige wenige Schichtoberflächen sind vollständig mit dunkelgefärbten Schalenresten bedeckt, die in der

Arbeit von HEIZMANN et al. (1989) als Eischalen bezeichnet werden. Nach einer Auskunft von H. H. SCHLEICH (München) in der zitierten Arbeit soll es sich dabei „um Eier verschiedener Reptilien“ handeln.

Eine korrekte Zuordnung dieser Eischalen zu den aus Ulm-Westtangente nachgewiesenen Reptilientaxa erschien nicht nur interessant wegen der Seltenheit solcher Objekte in der fossilen Überlieferung, sondern auch wegen der Möglichkeit, zu genetischen Aspekten der Fossilagerstätte, besonders zur Rekonstruktion des Paläoenvironments, beizutragen.

Dank

Das Material der Fossilagerstätte Ulm-Westtangente wurde mir freundlicherweise durch die Herren Dr. E. P. J. Heizmann und Dr. R. Böttcher (beide Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart) zur Bearbeitung überlassen. Rezentos Vergleichsmaterial erhielt ich von Herrn Dr. K. F. Hirsch (Denver) und Herrn H. Jes (Aquarium Köln).

Herr Dr. G. Bloos (Stuttgart) hat durch kritische Rückfragen und Anregungen zur Klärung mancher Fragen beigetragen.

Das Photo zu Abb. 1 wurde freundlicherweise von Herrn H. Lumpe (Stuttgart) angefertigt. Allen genannten Personen sei recht herzlich gedankt.

2. Beschreibung und Zuordnung der Eischalen

2.1. Allgemeines

Die Eischalen amnioter Wirbeltiere bestehen in den meisten Fällen aus charakteristischen Schaleneinheiten, deren Feinbau und chemische Zusammensetzung für systematische Zuordnungen genutzt werden können (HIRSCH & PACKARD 1987; SCHLEICH & KÄSTLE 1988). Während die Eischalen monotremater Säugetiere, vieler Schlangen und Eidechsen, der Brückenechse *Sphenodon* und einiger mariner Schildkröten nicht oder nur wenig verkalken und daher fossil unbekannt sind, bestehen die Eischalen von Schildkröten, Krokodilen, einiger Eidechsen, Dinosaurier und von Vögeln aus festem Kalk und werden daher als rigid bezeichnet. Jede fossile Eischale gehört zu diesem Typ. Während die Eischalen von Schildkröten aus aragonitischen Bausteinen bestehen (HIRSCH 1983), sind die Eischalen aller anderen Gruppen aus Kalzit aufgebaut (ERBEN 1970). Anhand charakteristischer Mikrostrukturen (cf. HIRSCH & PACKARD 1987) lassen sich fossile Eischalen, auch wenn nur Fragmente vorliegen, recht genau bestimmen.

Die in der vorliegenden Arbeit dokumentierten Eischalen der Lokalität Ulm-Westtangente sind nicht gleichmäßig in den Ablagerungen verteilt, sondern konzentrieren sich auf wenige Schichtflächen (Abb. 1). Da die Funde aus losen Blöcken stammen, ließen sich weder Anzahl noch Ausdehnung solcher Konzentrationsflächen feststellen. Die Schalen sind alle stark fragmentiert und liegen für gewöhnlich in eckiger Form vor. Sie sind nicht alle in einer Ebene eingeregelt, sondern können in flachen Winkeln zueinander angeordnet sein. Die Größe variiert von 4 mm² bis zu maximal 1 cm².

Das Material wird unter den Inventar-Nummern 58739–58747 im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart aufbewahrt. Die Schalen wurden mit dem Rasterelektronen-Mikroskop (REM) und im Dünnschliff (normales und polarisiertes Licht) untersucht. Zur Beschreibung der Mikrostruktur wird die Terminologie von HIRSCH & PACKARD (1987) verwendet.

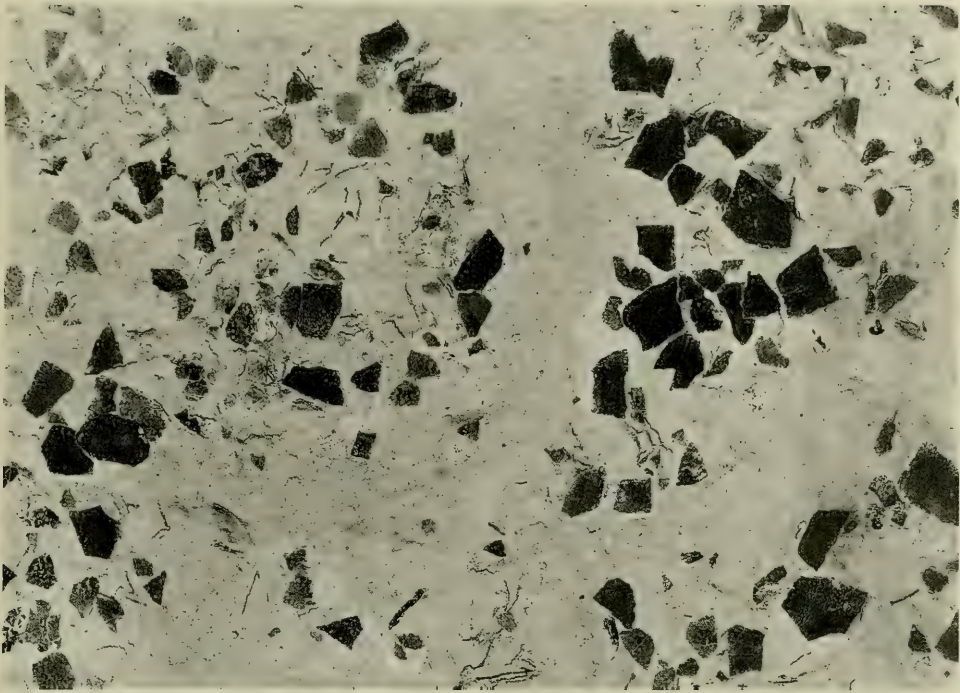


Abb. 1. Ansammlung fossiler Krokodil-Eischalen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Ulm-Westtangente, Baden-Württemberg). Auf der entsprechenden Gegenplatte befindet sich etwa die gleiche Menge an Stücken, so daß die Dichte insgesamt doppelt so hoch ist. — x 1.

2.2. Zur Mikrostruktur der Eischalen

Die Eischalen sind dunkelbraun gefärbt und weisen eine Dicke von durchschnittlich 330 μm auf. Sie bestehen aus Kalzit, was durch Anfärbeversuche der Dünnschliffe bestätigt werden konnte.

Im Querschnitt läßt sich sowohl im REM als auch im Dünnschliff eine Zusammensetzung der Schale aus einzelnen Kalzitkörpern erkennen, die hier „Schalenbausteine“ genannt werden („shell units“ bei HIRSCH & PACKARD 1987). Die Umgrenzung dieser Schalenbausteine ist allerdings oft nicht deutlich erkennbar (Abb. 2.5). Die Form der Schalenbausteine ist mehr oder minder säulig, nahe der Innenseite der Schale wird sie kegelförmig. Die Dimensionen werden am besten in Abb. 4.3b deutlich. Erkennbar ist, daß auch diese Kalzitkörper in mehrere spitz zulaufende Keile differenziert sind (s. u.). Gelegentlich sind Porenkanäle angeschnitten.

Die Schalenbausteine sind aus dünnen Einzellagen aufgebaut, deren Stärke 2–6 μm aufweist. Die Einzellagen sind sowohl im REM als auch im Dünnschliff erkennbar (Abb. 2.2 und 2.5). Sie durchziehen die Schalen relativ gleichmäßig mit nur geringeren Wellungen und sonstigen Unregelmäßigkeiten. Sie werden deshalb als „tabular“ charakterisiert. Dort, wo die Schaleneinheiten an der Schaleninnenseite kegelförmig konvergieren, sind die Zwischenräume zwischen den Kegeln mit nicht laminiertem, wahrscheinlich diagenetischem Kalzit gefüllt (Abb. 4.3a).

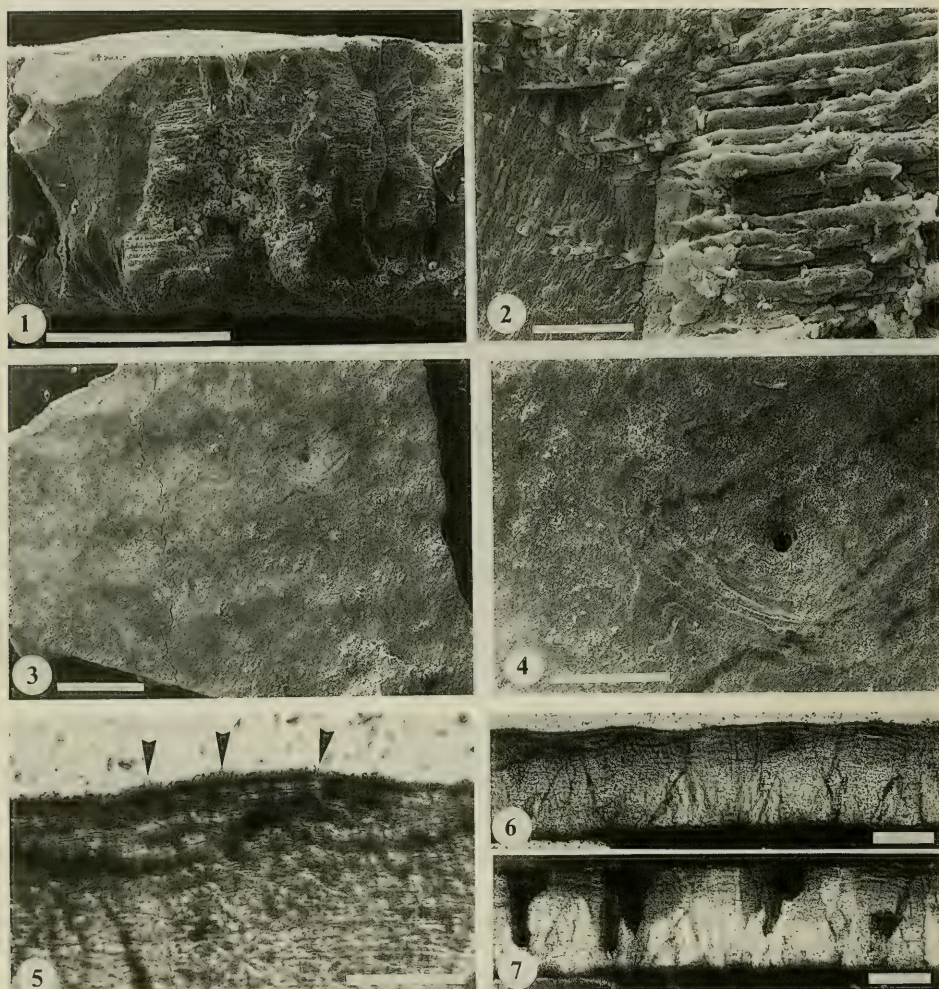


Abb. 2. REM- und Dünnschliffaufnahmen der Eischalen von Ulm-Westtangente.

2.1.–2.4.: REM-Aufnahmen. – 2.1.: Querbruch einer Eischale. Außenseite ist oben. Deutlich sind die horizontalen Kalzitlagen erkennbar. Maßstab = 200 μm . – 2.2.: Querbruch im Detail. Horizontale Lagen. Maßstab = 20 μm . – 2.3.: Aufsicht auf die Schalenaußenseite. Maßstab = 500 μm . – 2.4.: Detail der Außenansicht. Um eine Porenöffnung ist durch Biokorrosion eine kraterähnliche Vertiefung entstanden. Maßstab = 200 μm .

2.5.–2.7.: Dünnschliffaufnahmen. – 2.5.: Detail der Schalenaußenseite. Neben den Wachstumslinien sind winzige Kristalle (Pfeile) sichtbar, welche die Bildung einer diagenetischen Sekundärlage einleiten. Maßstab = 100 μm . – 2.6.: Dünnschliff einer Eischale. Maßstab = 150 μm . – 2.7.: Das gleiche Objekt wie in Abb. 2.6., jedoch unter polarisiertem Licht mit charakteristischen Auslöschungsfeldern. Maßstab = 150 μm .

Die Schalen mit ihrer Laminierung werden von schrägen, teils auch vertikalen Linien durchsetzt, bei denen es sich nicht durchweg um die Begrenzung der Schalen-einheiten, sondern oft auch einfach um diagenetische Klüfte handelt. Eine Unterscheidung beider ist nicht immer einfach. In Abb. 2.5 dürfte eine Begrenzungslinie

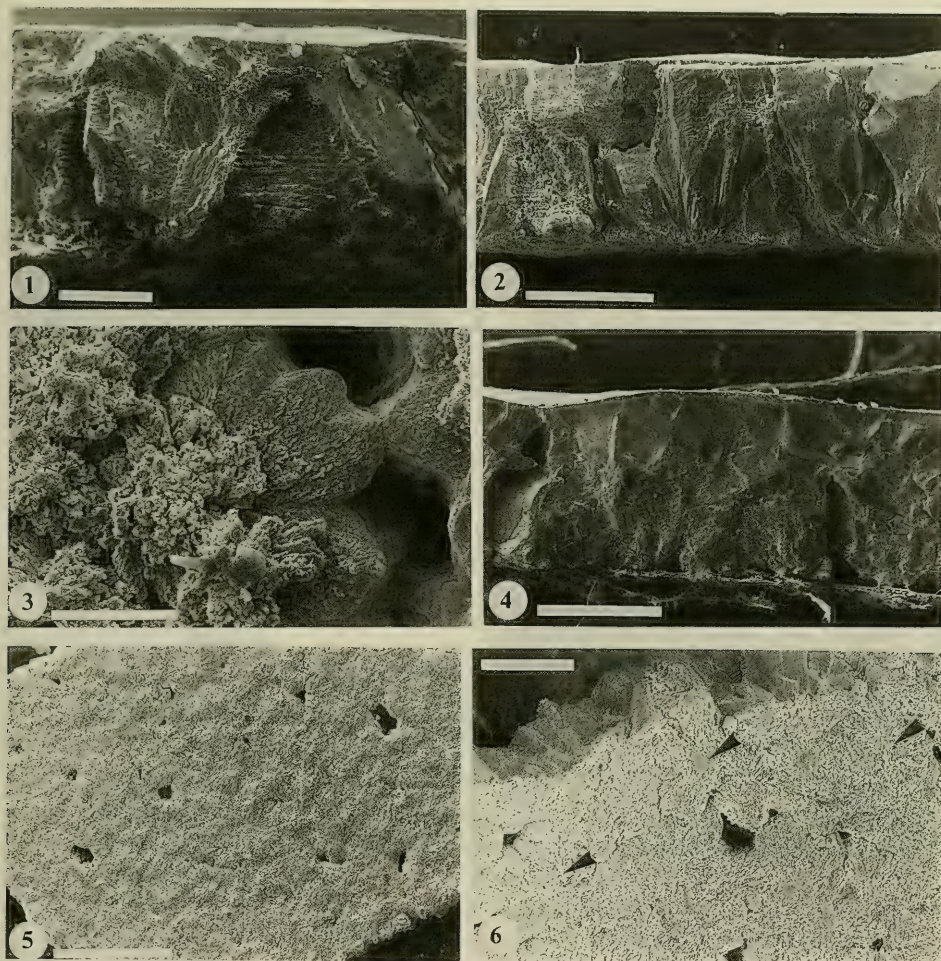


Abb. 3. 3.1.: Moderne Eischale von *Crocodylus niloticus* (Nilkrokodil). Querbruch. REM. Maßstab = 200 µm. – 3.2.: Fossile Eischale von Ulm-Westtangente. Querbruch. REM. Maßstab = 200 µm. – 3.3.: Eischale von *Alligator mississippiensis*. Innenansicht der Schale mit Ausbildung von Basalplatten. REM. Maßstab = 100 µm. – 3.4.: Eischale von *Tomistoma schlegelii* (Sunda-Gavial). Querbruch. REM. Maßstab = 500 µm. – 3.5.: Innenseite einer fossilen Eischale von Ulm-Westtangente. Basalplatten sind nicht zu erkennen. REM. Maßstab: 500 µm. 3.6.: Innenseite einer fossilen Eischale von Ulm-Westtangente. An einigen Stellen (Pfeile) sind sternförmige Strukturen erkennbar, die sich als Relikte von Basalplatten interpretieren lassen. REM. Maßstab = 200 µm.

vorliegen. An ihr ist zu erkennen, daß die Laminae ganz leicht aufbiegen. Da die einzelnen Schalenbausteine zwar unabhängig voneinander, aber synchron nach außen wachsen und dabei jeweils die wechselnden biochemischen Konditionen im Muttertier reflektieren, entsteht der Eindruck, daß die gesamte Schale gleichmäßig von solchen Laminae durchzogen ist. Der Aufbau der Schale aus einzelnen Körpern wird durch diese Laminae einerseits und die zusätzlich diagenetisch gebildeten Klüfte andererseits oft undeutlich.

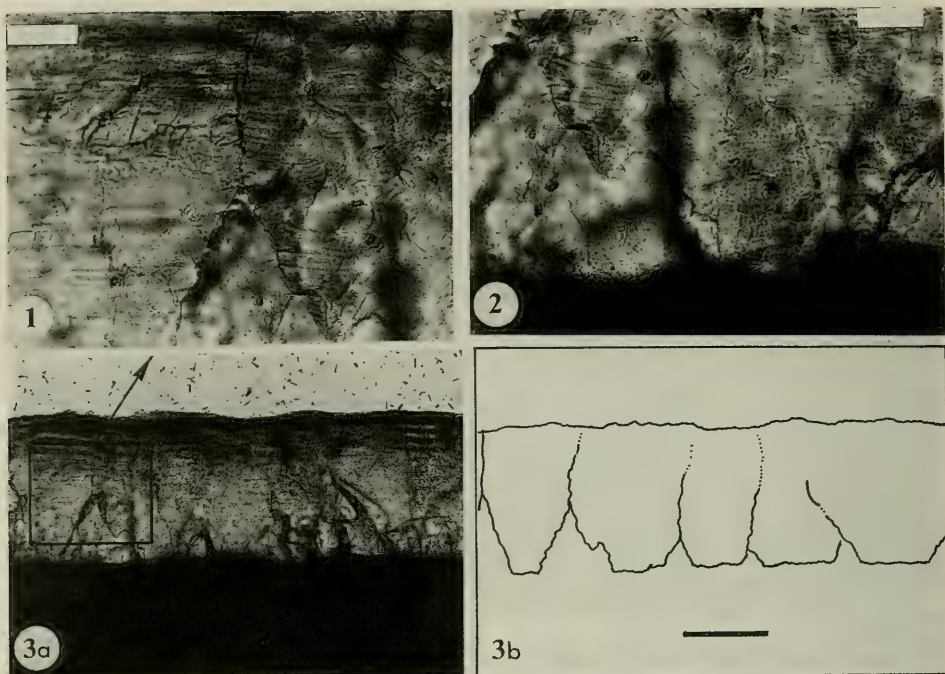


Abb. 4. Fossile Krokodileischalen von Ulm-Westtangente. Dünnschliff-Aufnahmen. 4.1.: Detailaufnahme des Grenzbereiches zweier Schalenbausteine. Im oberen Teil ist das Zusammenwachsen der beiden Bausteine sichtbar. Maßstab = 50 μm . – 4.2.: Basis eines Schalenbausteins. Maßstab = 50 μm . Abb. 4.1 und 4.2 sind Ausschnitte aus 4.3a.–4.3: Eischale im Dünnschliff (a) mit zeichnerischer Interpretation (b) der Schalenbausteine. Maßstab = 150 μm .

Auf der äußeren Schalenoberfläche sind im Dünnschliff winzige Kristalle zu sehen, die wohl die ersten Anzeichen der Bildung einer diagenetischen Sekundärschicht darstellen (Abb. 2.5). Eine solche ist von fossilen Krokodil-Eischalen (HIRSCH & KOHRING 1992), aber auch von anderen fossilen Eischalen nachgewiesen (HIRSCH & QUINN 1990; KOHRING 1991). Im polarisierten Licht werden die Schalenbausteine durch unregelmäßig geformte Auslöschungsfelder durchzogen (Abb. 2.7), die an der Schalenaußenfläche auch in die erwähnten winzigen Kristalle wandern. Das Auslöschungsmuster zeigt offenbar keine Beziehungen zu den Schalenbausteinen, sondern dokumentiert lediglich deren polykristallinen Aufbau. Im Vergleich mit den Literaturdaten ergeben sich im polarisierten Licht keine Unterschiede zu anderen fossilen und modernen Krokodil-Eischalen.

Die Basalplatten an der Schaleninnenseite, die ein kennzeichnendes Merkmal rezenter Krokodil-Eischalen darstellen, sind im vorliegenden Material nicht mehr erhalten, sondern entweder bei einem möglichen Transport (s. u.) erodiert bzw. später diagenetisch weggelöst oder durch die Embryonen zur Aufrechterhaltung ihres Kalk-Haushaltes zerstört worden. Lediglich an einem Stück konnten sternförmige Strukturen beobachtet werden, die sich als Relikte von Basalplatten interpretieren lassen (Abb. 3.3 und 3.6).

Die Außenseite der Schale weist eine prinzipiell glatte bis leicht wellige Oberfläche auf, in der gelegentlich die Öffnungen der Porenkanäle zu sehen sind. Die kreisrunden Porenkrater haben einen Durchmesser von durchschnittlich 30–35 µm. Interessant ist die Ausbildung konzentrischer Ringe um solche Porenöffnungen; hierbei handelt es sich offenbar um Anlösungserscheinungen der einzelnen Lagen (Abb. 2.3 u. 2.4).

Die beschriebenen Merkmale treten rezent nur bei den bislang untersuchten Krokodil-Eiern auf (SCHMIDT & SCHÖNWETTER 1942; SCHLEICH & KÄSTLE 1988). Zum Vergleich sind in Abb. 3.1, 3.3 und 3.4 einige REM-Aufnahmen rezenter Krokodil-Eischalen (*Tomistoma schlegeli*, *Crocodylus niloticus*, *Alligator mississippiensis*) zusammengestellt. Bei allen anderen modernen rigiden Eischalen hingegen sind Merkmale wie die tabulare Struktur und das charakteristische Korrosionsmuster an den Poren noch nicht beobachtet worden.

Charakteristisch für rezente Krokodil-Eischalen ist deren Aufbau aus $\pm$ kegelförmigen Schalenbausteinen, in denen einzelne tabulare Lagen deutlich sichtbar sind („tabular crystal structure“ HIRSCH & KOHRING 1992). Die Anlösung der obersten Lagen an der Schalenaußenseite kann zu bizarren Korrosionsstrukturen führen, die von SCHMIDT & SCHÖNWETTER (1942) als Lakunensystem bezeichnet und als syngenetisches Korrosionsphänomen interpretiert werden, deren biologische Funktion aber noch unklar ist. Dieses labyrinthartige System ist am vorliegenden Material nicht entwickelt. Andere Muster, wie z. B. an der Eischale eines rezenten *Crocodylus niloticus*, sind konzentrische Ringe um die Poren auf den Schalenaußenseiten. FERGUSON (1981) hat am Beispiel von *Alligator mississippiensis* den Nachweis führen können, daß diese Biokorrosion durch Bakterien im Nestbereich verursacht wird. Mit zunehmender Brutdauer vergrößern sich die konzentrischen Porenringe entsprechend. Bei diesen Lösungsvorgängen handelt es sich also nicht notwendigerweise um eine diagenetische Struktur. Ähnliche Ringstrukturen an der Schalenoberfläche konnten auch bereits an einigen anderen fossilen Krokodil-Eischalen nachgewiesen werden (HIRSCH & KOHRING 1992; KOHRING, in Vorber.). Die Bildung von Krokodileischalen verläuft mutmaßlich ähnlich wie bei anderen Eischalen amnioter Wirbeltiere. Eine Übersicht über moderne Konzepte zur Biomineralisation von Eischalen gibt MIKHAILOV (1991).

Nach den beobachteten Merkmalen (Morphologie der Schalenbausteine, tabularer Aufbau, Dimensionen, Korrosionserscheinungen an Poren) können die Eischalen der Lokalität Ulm-Westtangente sicher auf Krokodile zurückgeführt werden.

3. Diskussion

In der fossilen Überlieferung sind Krokodil-Eischalen sehr selten dokumentiert. Sie sind aus den fluviatilen Ablagerungen des Barremium von Galve (SE-Spanien) (KOHRING 1990) sowie aus der Oberkreide von S-Frankreich beschrieben worden (KEROURIO 1987) und von drei Fundstellen des Eozän nachgewiesen: aus dem Lutetium des Geiseltales (HELLER 1934; KOHRING & HIRSCH, in Vorber.), aus dem Eozän von Colorado (HIRSCH 1985) und aus der mitteleozänen Bridger Formation, Wyoming (HIRSCH & KOHRING 1992).

Damit ist Ulm-Westtangente weltweit erst die sechste Lokalität, in der fossile Krokodil-Eischalen identifiziert und dokumentiert werden konnten. Erstaunlich ist

dabei das lokal massenhafte Auftreten der Schalen, das aber klar an wenige Schichtflächen gebunden ist. HEIZMANN et al. (1989) bieten für die Lokalität Ulm-Westtangente folgendes Entstehungsmodell an: Die Sedimente wurden in einem See abgelagert, der aufgrund seiner Position an der Schwäbischen Alb ein sehr kalkreiches Wasser geführt haben dürfte. Der Arten- und Individuenreichtum wird auf eine spezifische Grenzsituation zwischen verschiedenen Biotopen (See, Fluß, Niederungen) zurückgeführt. Das Zusammenschwemmen von Kadavern kann durch saisonale Unwetter erklärt werden, durch die auch die Krokodilnester frei- und fortgespült worden sein könnten. Rezente Krokodile bevorzugen Nistplätze in Ufernähe, gewöhnlich einige Meter über der Wasserlinie (SCHERPNER 1971).

Der Transport, der vielleicht zur Fragmentierung der Schalen geführt hat (sofern diese nach einem möglichen Ausschlüpfen nicht ohnehin schon zerkleinert worden waren), kann aber nicht sehr lang angedauert haben, da sonst die Schalenreste viel weiter verstreut und nicht derart dicht auf engem Raume konzentriert worden wären. Möglicherweise hat die zunächst noch vorhandene Eihaut einen gewissen Zusammenhalt der Fragmente gewährleistet. Solche noch im Zusammenhalt befindlichen Reste könnten sich z. B. in kleinen Vertiefungen gesammelt haben, dort vollends zerfallen und dann eingebettet worden sein.

Denkbar ist auch, daß die Nester von Räubern durchwühlt wurden, wobei es zwar zur Zerstörung und Fragmentierung, nicht aber zum längeranhaltenden Abtransport der Schalen gekommen wäre. SCHERPNER (1971) beschreibt, daß z. B. Nilwarane innerhalb kurzer Zeit zahlreiche Gelege von *Crocodylus niloticus* zerstören können. Dafür spricht vielleicht auch die Feststellung, daß sich alle untersuchten Schalen ähneln und so möglicherweise auf den gleichen Verursacher hinweisen. Bei durch Unwetter gesteuerten Überspülungen wären auch Nester anderer Reptilien und bodenbrütender Vögel mitgerissen und zerstört worden. Die Limitierung der Eischalen auf wenige Schichtflächen dokumentiert jedenfalls klar, daß Fragmentierung und Ablagerung an kurzfristige Ereignisse gebunden waren, die beobachteten monotypischen Eischalen-Assoziationen also nicht zum „normalen“ Inventar gehören.

Biostratonomische Untersuchungen zur Fragmentierung, Transport und Sedimentation von Eischalen fehlen bislang fast völlig. Kürzlich kamen TOKARYK & STORER (1991) zu dem überraschenden Ergebnis, daß selbst größere Eischalenfragmente bis zu 70 km transportiert werden können, ohne ihre Größe zu verändern.

Die Schalendicke rezenter Krokodil-Eischalen variiert zwischen 400 und 950 µm (HIRSCH & KOHRING 1992; SCHMIDT & SCHÖNWETTER 1942). Die wenigen bislang dokumentierten fossilen Krokodil-Eischalen können diese Werte aber unter- und überschreiten. Die Schalen der von HIRSCH (1985) aus der DeBeque-Formation (Eozän) von Colorado beschriebenen Krokodileier können minimal sogar Dicken von nur 250 µm aufweisen. Mit Schalendicken von 330–350 µm liegen die Eischalen von Ulm-Westtangente also noch innerhalb der Variationsbreite fossiler Krokodil-Eischalen. Ähnlich verhält es sich mit den Werten der Porendurchmesser.

Ein gewisser Unterschied zu rezenten Krokodileischalen besteht in der Form der Schaleneinheiten. Während bei vielen modernen Krokodilen diese im Schnittbild spitz keilförmig sind (SCHLEICH & KÄSTLE 1988: 22), finden sich im Material aus Ulm eher massige, fast rechtwinkelig erscheinende Kalzitkörper. Jeder Baustein läßt sich aber auf einen Punkt auf der (ehemaligen, fossil nicht überlieferten) organischen Membran zurückführen. Vielleicht ist dieses massig wirkende Gefüge sogar verantwortlich für den fossilen Erhalt der Eischalen.

Aufgrund der starken Fragmentierung kann weder die Form noch die Dimension der Eier rekonstruiert werden. Die Beschaffenheit der Schaleninnenseite läßt auch keine sichere Aussage zu, ob sich in den Eiern Embryonen entwickelt haben. Die fortgeschrittene Biokorrosion der Porenbereiche auf der Außenseite dokumentiert aber deutlich, daß sich die Eier zumindestens einige Zeit in einem Nest befunden haben, wo sie dem Einfluß bakterieller Korrosion ausgesetzt waren. Die an einigen fossilen Krokodil-Eischalen beobachtete Bildung einer diagenetischen Lage auf der Außenseite (cf. HIRSCH & KOHRING 1992) konnte auch am vorliegenden Material im REM und im Dünnschliff in ihren ersten Anfängen beobachtet werden.

Von der Lokalität Ulm-Westtangente sind nach HEIZMANN et al. (1989) zwei Krokodilarten überliefert: *Diplocynodon* sp. und ?*Gavialosuchus* sp. Eine Zuordnung der Krokodil-Eischalen zu einer der beiden Arten erscheint nicht möglich. Insgesamt sind die Merkmale der wenigen bislang detailliert untersuchten rezenten Krokodil-Eischalen (cf. SCHLEICH & KÄSTLE 1988) sehr einheitlich bei verschiedenen Arten ausgebildet. Beim Vergleich des Materials von Ulm-Westtangente mit den fossilen Krokodil-Eischalen des Geiseltales (KOHRING & HIRSCH, in Vorber.) lassen sich jedoch nur wenige Gemeinsamkeiten feststellen, obwohl auch von dieser Lagerstätte die Gattung *Diplocynodon* nachgewiesen ist (HELLER 1934). Die Krokodil-Eischalen aus dem Geiseltal wirken weniger massiv, die einzelnen Schaleneinheiten sind deutlicher voneinander abgesetzt. Die ebenfalls vorhandenen Wachstumsstreifen sind nicht eben, sondern deutlich gewellt. Im Geiseltal-Material finden sich darüberhinaus, bedingt durch die guten Erhaltungsbedingungen, noch die Basalplatten. Mit Werten von 0,2 bis 0,3 mm sind die Krokodil-Eischalen aus dem Geiseltal nur unwesentlich dünner als jene von Ulm-Westtangente. Über den Transport der Eischalen in der Geiseltaler Braunkohle ist wenig bekannt, einige Eier konnten dort sogar noch in den Muttertieren geborgen werden.

Es zeigt sich, daß Krokodil-Eischalen möglicherweise in der fossilen Überlieferung häufiger sind als bislang bekannt. Mutmaßlich sind sie aufgrund ihrer unscheinbaren Morphologie oft übersehen worden. Ihre genauere Erfassung erscheint wünschenswert, um durch Vergleiche palökologische Interpretationen zu erleichtern oder gar erst zu ermöglichen.

4. Literatur

- ERBEN, H. K. (1970): Ultrastrukturen und Mineralisation rezenter und fossiler Eischalen bei Vögeln und Reptilien. — *Biominalisation*, 1: 1–66; Mainz.
- FERGUSON, M. W. J. (1981): Extrinsic Microbial Degradation of the Alligator Eggshell. — *Science*, 214: 1135–1137; New York.
- HEIZMANN, E. P. J., BLOOS, G., BÖTTCHER, R., WERNER, J. & ZIEGLER, R. (1989): Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik: Zwei neue Wirbeltier-Faunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). — *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 153: 1–14, 6 Abb.; Stuttgart.
- HELLER, F. (1934): Fossile Eischalenreste aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle-Saale. — *Nova Acta Leopoldina*, NF, 1: 55–58, 1 Tafel; Halle.
- HIRSCH, K. F. (1983): Contemporary and fossil chelonian eggshells. — *Copeia*, 1983: 382–397; New York.
- (1985): Fossil Crocodilian Eggs from the Eocene of Colorado. — *J. Paleont.*, 59/3: 531–542, 6 Abb.; Tulsa/Oklah.
- HIRSCH, K. F. & KOHRING, R. (1992): Fossil Crocodilian Eggs from the Middle Eocene Bridger Formation, Wyoming. — *J. Vertebrate Paleont.*, 12/1: 59–65; Tulsa/Oklah.

- HIRSCH, K. F. & PACKARD, M. J. (1987): Review of Fossil Eggs and their Shell Structure. — Scanning Microscopy, 1/1: 383–400; Chicago.
- HIRSCH, K. F. & QUINN, B. (1990): Eggs and eggshell fragments from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. — J. Vertebrate Paleont., 10/4: 491–511; Tulsa/Oklah.
- KEROURIO, P. (1987): Présence d'oeufs de Crocodiliens dans le Rognacien inférieur (Maastrichtien supérieur) du bassin d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, France). Note préliminaire. — Geobios, 20/2: 275–281, 1 Taf.; Lyon.
- KOHRING, R. (1990): Fossile Reptil-Eischalen (Chelonia, Crocodilia, Dinosauria) aus dem unteren Barremium von Galve (Provinz Teruel, SE-Spanien). — Paläont. Z., 64/3–4: 329–344, 9 Abb.; Stuttgart.
- (1991): Lizard egg shells from the Lower Cretaceous of Cuenca Province, Spain. — Palaeontology, 34/1: 237–240; Cardiff.
- (in Vorber.): Histostructure of Fossil Crocodilian Eggshell Fragments from the Lower Cretaceous of Galve (Spain). —
- KOHRING, R. & HIRSCH, K. F. (in Vorber.): Crocodilian and Avian Eggs and Eggshells from the Eocene of the Geiseltal, Germany. —
- MIKHAILOV, K. E. (1991): Classification of fossil eggshell of amniotic vertebrates. — Acta Palaeontologica Polonica, 36/2: 193–238; Warszawa & Kraków.
- SCHLEICH, H. H. & KÄSTLE, W. (1988): Reptile Egg-Shells. 123 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- SCHMIDT, W. J. & SCHÖNWETTER, M. (1942): Beiträge zur Kenntnis der Krokodileier, insbesondere ihrer Kalkschale. — Z. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, 40: 17–36, 11 Abb.; Jena.
- SCHERPNER, C. (1971): Krokodile. — In: Grzimeks Tierleben, 6: 128–147; Zürich (Kindler).
- TOKARYK, T. & STORER, J. E. (1991): Dinosaur eggshell fragments from Saskatchewan, and evaluation of potential distance of eggshell transport. — J. Vertebrate Paleont., 11 (Suppl.): 58; Tulsa/Oklah..
- WERNER, J. (1992): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands. Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. — Diss. Univ. Stuttgart. — [Mskr.]

Anschrift des Verfassers

R. Kohring, Institut für Paläontologie, Freie Universität Berlin, Malteserstraße 74–100, W-1000 Berlin 46.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

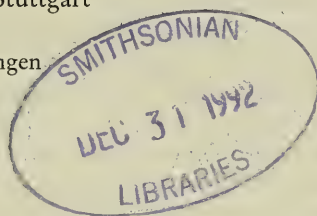
Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 188	55 S., 7 Taf., 5 Abb.	Stuttgart, 31. 8. 1992
----------------------------	--------	---------	-----------------------	------------------------

Die untermiozäne Flora (Karpatum, MN 5) des Süßwasserkalks von Engelswies bei Meßkirch (Baden-Württemberg)

The Lower Miocene (Karpatian, MN 5) Flora of the Freshwater Tufa
of Engelswies (SW Germany, Baden-Württemberg)

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 7 Tafeln und 5 Abbildungen



Abstract

The flora of leaves and fructifications of the Lower Miocene (Karpatian, MN 5) algal limestone near the village of Engelswies is described for the first time. Two new species, *Zanthoxylum schillii* n. sp. (Rutaceae), and *Heliconia europaea* n. sp. (Zingiberales, Heliconiaceae) can be identified. This is the first fossil record of the genus *Heliconia* LINNÉ on the northern hemisphere. The flora is characterized by a high percentage of laurophyllous angiosperms (e. g. *Daphnogene*, *Persea*, *Magnolia*, *Myrica*), ferns (*Lygodium*, *Pronephrium*, *Pteris*) and palms (*Chamaerops*, *Calamus*), indicating a warm and humid subtropical or even paratropical climate at the beginning of the Karpatian. The composition of the flora is similar to Ottnangian floras known from Hungary and Czechoslovakia.

Zusammenfassung

Die aus Blättern und Fruktifikationen bestehende Flora des Untermiozäns (Karpatum, MN 5) aus dem Algenkalk von Engelswies wird erstmals beschrieben. Zwei neue Arten werden aufgestellt: *Zanthoxylum schillii* n. sp. (Rutaceae) und *Heliconia europaea* n. sp. (Zingiberales, Heliconiaceae). Dies ist der erste fossile Nachweis der Gattung *Heliconia* LINNÉ auf der Nordhalbkugel. Die Flora zeichnet sich durch einen hohen Anteil laurophyller Angiospermen (z. B. *Daphnogene*, *Persea*, *Magnolia*, *Myrica*) sowie Farne (*Lygodium*, *Pronephrium*, *Pteris*) und Palmen (*Chamaerops*, *Calamus*) aus, wodurch ein warm-humides subtropisches oder sogar paratropisches Klima zu Beginn des Karpatiums angezeigt wird. Die Zusammensetzung der Flora ähnelt Floren des Ottnangiums aus Ungarn und der CSFR.

Inhalt

1. Einleitung	2
2. Das Süßwasserkalk-Vorkommen bei Engelswies	3
2.1. Zur Entstehung des Süßwasserkalks	3
2.2. Die Altersstellung des Süßwasserkalks	4
3. Flora	5
3.1. Kenntnisstand und Bedeutung der Flora	5
3.2. Erhaltung und Überlieferungsmechanismus der Flora	6
3.3. Systematische Beschreibung der Flora	6
3.4. Florenliste	29
3.5. Palökologische Interpretation	30
4. Vergleich mit anderen Tertiärfloren	31
5. Betrachtungen zum Klima und zur Florenentwicklung im Karpatium Süddeutschlands	33
6. Literatur	38

1. Einleitung

Am Südrand der Schwäbischen Alb befindet sich zwischen Sigmaringen und Meßkirch die Ortschaft Engelswies. Dort verläuft die landschaftliche Grenze zwischen der kuppig zertalten Albhochfläche und dem glazial überprägten Oberschwaben. Umso mehr fällt ein flacher, die Umgebung überragender Hügel südwestlich des Orts auf, der „Talsberg“ (Abb. 1). Er wird von porösen, hellgelblichen, doch sehr zähen Süßwasserkalken tertiären Alters aufgebaut. Ein heute stark verwachsener Steinbruch (ehem. Stbr. SCHERER) weist auf den früheren Abbau als Werkstein hin. Er ist als Naturdenkmal geschützt. Das Süßwasserkalk-Vorkommen ist völlig isoliert, und erst nordöstlich von Sigmaringen findet man am „Schellenfeld“ bei Bingen/Lauchert (Blatt 7821 Veringenstadt) ähnliche Süßwasserkalke. Die Brüche am Talsberg lieferten zur Zeit des Abbaus zahlreiche Fossilien tierischer und pflanzlicher Herkunft. Bekannt wurden vor allem Funde von Säugetieren (KLÄHN 1922, 1924, 1925, 1926; ABUSCH-SIEWERT 1983), Süßwasserkrabben (ENGEL 1908; FRAAS 1910; PRETZMANN 1987), Schneckenonkoiden („Mumien“: QUENSTEDT 1885, RUTTE 1953) und Magnolienfruchtständen (KIRCHHEIMER 1954). Die in jüngerer Zeit durch Bohrungen neubelebte Diskussion zur Altersstellung führte zu gesteigertem Interesse an diesem Fundort. Eine Grabung im Jahre 1977 unter Leitung von H. TOBIEN (Mainz) erbrachte neues Säugermaterial, das zur Zeit bearbeitet wird (E. P. J. HEIZMANN, R. ZIEGLER, Stuttgart; H. TOBIEN, Mainz). Durch die nun mögliche zeitliche Datierung kann die Engelswieser Flora zu einem Schlüsselpunkt für die Klimageschichte Süddeutschlands im Jungtertiär werden.

Dank

Für die Anregung zu vorliegender Untersuchung, zahlreiche aufmunternde Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskripts bin ich den Herren Dr. M. Urlichs, Dr. E. P. J. Heizmann und Dr. G. Bloos zu großem Dank verpflichtet. Darüber hinaus gaben Frau Dr. B. Reichenbacher (Frankfurt), Herr Prof. Dr. H. Tobien (Mainz) und Herr Dr. R. Ziegler (Stuttgart) wertvolle Hinweise zur Altersstellung des Engelswieser Algenkalks. Für Informationen über Fossilmaterial von Engelswies, die Möglichkeit zur Einsicht oder Ausleihe danke ich Frau Dipl.-Geol. H. Hellrung (Biberach), den Herren Dr. A. Hegele (Göppingen), Dr. J. Mehl (Erlangen), Prof. Dr. V. Mosbrugger (Tübingen), F. Rädle (Sigmaringen), Dr. R. Schlatter (Zürich), Dr. I. Schulz-Weddigen (Konstanz), Herrn Sieringer (Donaueschingen) sowie Herrn Prof. Dr. L. Trunkó (Karlsruhe). Herr A. Lehmkuhl (Stuttgart) nahm sich mit Sorgfalt der nötigen Präparationen an. Frau I. Petzold (Stuttgart) fertigte die ausgezeichneten Silikonausgüsse von Früchten an. Herrn H. Lumpe (Stuttgart) gebührt mein besonderer Dank für die aufwendigen photographischen Arbeiten.

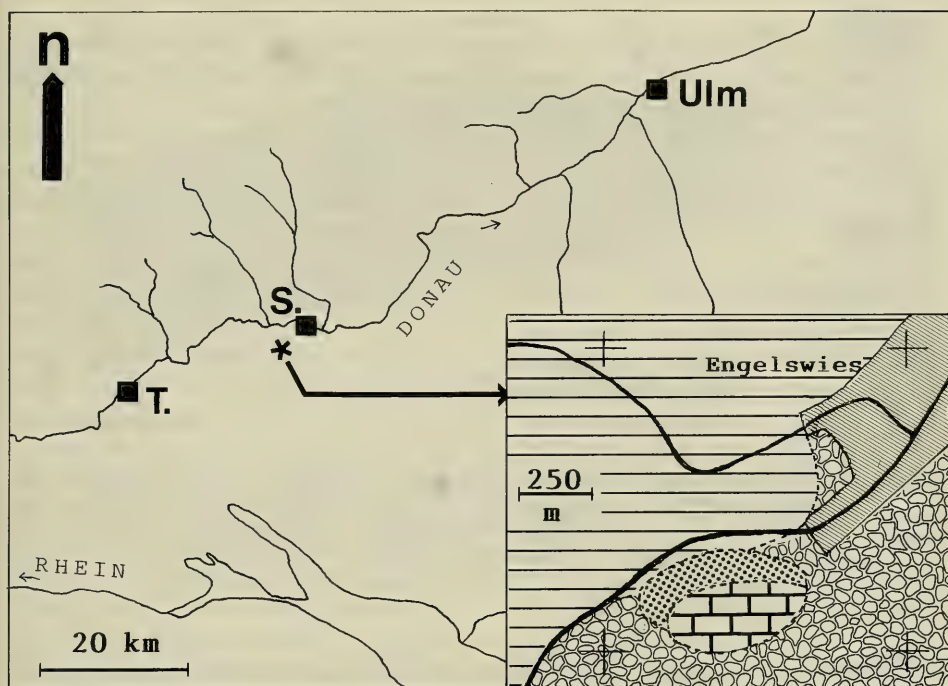


Abb. 1. Lageskizze des Süßwasserkalks vom Talsberg bei Engelswies (Mauersignatur). Streifensignatur: Jurakalke; Punktsignatur: Untere Süßwassermolasse; Kiessignatur: Rißmoräne. T. = Tuttlingen, S. = Sigmaringen.

2. Das Süßwasserkalk-Vorkommen bei Engelswies

2.1. Zur Entstehung des Süßwasserkalks

Der den höheren Teil des Talsbergs aufbauende Süßwasserkalk erscheint heute als von der Erosion übriggelassener Zeugenberg einer ursprünglich weiter ausgedehnten tertiären Sedimentdecke. Am Südrand und an den Flanken findet man die Geröllmassen des Maximalstands der rißeiszeitlichen Moräne. Sicherlich wäre der tertiäre Erosionsrest heute noch größer, hätte er nur als fester, abtragungsresistenter Süßwasserkalk vorgelegen. Er ging wohl lateral in eine klastische, tonig-mergelige oder auch karbonatisch-detritische (seekreideartige) Fazies über, von der nur geringmächtige Einschaltungen im Profil des Talsbergs (Abb. 2) eine Vorstellung geben. Der in der weiteren Umgebung des Vorkommens anstehende Weißjurakalk (Hangende Bankkalke, darunter Zementmergel) bildet nicht das unmittelbar Liegende. Vielmehr finden sich dort wasserstauende Tone und Mergel, die der Unteren Süßwassermolasse angehören (Aquitanium). Das Vorkommen befindet sich am Nordrand des untermiozänen Talzugs der „Graupensandrinne“, die sich von der Oberpfalz bis in das Randengebiet verfolgen läßt. In diesem Gebiet wurden die zuvor abgelagerten marinen Schichten des Burdigaliums, der Oberen Meeresmolasse, und Teile der USM wieder abgetragen. Die Graupensandrinne war zu ihrer Entstehungszeit tief eingeschnitten. Für die im nördlich anschließenden Jura-Hochgebiet versitzenden Niederschlagswässer konnte sich die Rinne zum Vorfluter entwickeln, sobald die

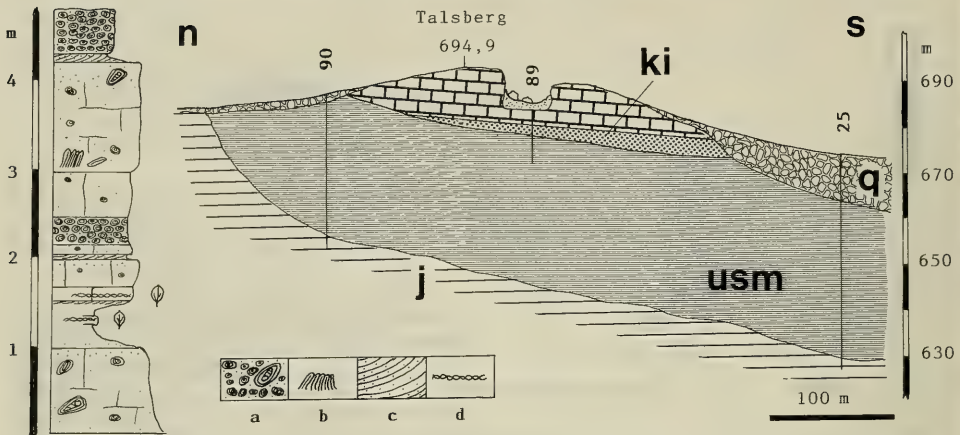


Abb. 2. Profil der heute aufgeschlossenen Schichten und Querprofil des Talsbergs (Profile der Bohrungen 89, 90 und 25 in HAHN 1968). a = Onkolithe, b = umkrustete Stengelhorizonte, c = seekreideartige Detrituskalke, d = Laichkraut-Horizonte, j = Jurakalke, usm = Untere Süßwassermolasse, ki = Kirchberger Schichten, q = quarternäre Überdeckung.

damals wirksamen Aquifere angeschnitten wurden. Dies war offensichtlich an der Stelle des Engelswieser Süßwasserkalks der Fall. Im karbonatübersättigten Wasser sorgten kalkbindende Cyanobakterien (vor allem *Rivularia*, vgl. RUTTE 1953) für eine Karbonatfällung und den Aufbau organogen induzierter Algenkalke mit Onkoiden und Überkrustungen. Eine frühere Vorstellung (KLÄHN 1924) nahm den Aufstieg juveniler Wässer an, damals freilich unter der falschen Annahme einer Gleichaltrigkeit des Vorkommens mit dem vulkanisch gedeuteten Steinheimer Becken und dem Hegauvulkanismus.

2.2. Die Altersstellung des Süßwasserkalks

Die Altersfrage des Engelswieser Süßwasserkalks versuchte man in der Vergangenheit sowohl mit paläontologischen Untersuchungen als auch mit stratigraphischen Befunden zu klären. Die Auflagerung auf Mergeln der Unteren Süßwassermolasse schloß zunächst eine Zugehörigkeit zu dieser Einheit nicht aus. Aufgrund eines Sandvorkommens bei Engelswies wurden aber im Liegenden des Kalks Grimmfinger Graupensande vermutet. Das Sandvorkommen wurde inzwischen jedoch als pleistozänen Alters erkannt (HAHN 1968: 34). Säugetierfunde wurden von KLÄHN (1922, 1924, 1925, 1926) in das Obermiozän damaliger Gliederung eingestuft und das Vorkommen als gleichaltrig mit Steinheim am Albuch angesehen. Dagegen ergab eine Untersuchung der *Anchitherium*-Reste (ABUSCH-SIEWERT 1983), daß diese einen älteren Typ verkörpern als jene von Steinheim und die Einordnung der Fundstelle höchstens in die Säugerzone MN 6 gestatten.

Eine im alten Steinbruch SCHERER abgeteufte Bohrung (HAHN 1968: 98) traf im Liegenden des Kalks dunkle Tone an, die als Kirchberger Schichten angesprochen werden konnten. Sie führen u. a. die Ostracoden-Art *Candona suevica* STRAUB und die Gastropoden-Art *Brotia escheri* (BRONGN.). Erstere konnte von REICHENBACHER (1989) an der Typlokalität der Kirchberger Schichten nur in Horizont 6

nachgewiesen werden. Die dortige Datierung der Kirchberger Schichten ins jüngste Ottmangium der Paratethys-Gliederung kann auch auf die Kirchberger Schichten von Engelswies übertragen werden (freundl. Mitteilung B. REICHENBACHER, Frankfurt). Die Gastropoden-Art *Brotia (Tinneya) escheri* (BRONGN.) ist nicht unbedingt typisch für die brackische Fauna der Kirchberger Schichten. Sie wird allerdings als Faunenbestandteil seichter, aussüßender Lagunen oder stromaufwärtiger Ästuarare betrachtet. Ihr Salinitätsoptimum wird auf 3 ‰ geschätzt (BARTHELT 1989: 37f). *Brotia escheri* ist auch im gesamten Süßwasserkalk vorhanden und bildet sehr häufig den Kern der „Mumien“ (QUENSTEDT 1885: 632; RUTTE 1953: 155). Das Auftreten bereits im Liegenden des Süßwasserkalks könnte durchaus darauf hindeuten, daß zwischen Tonen und Süßwasserkalk keine Schichtlücke besteht, sondern die Kalke direkt aus den Kirchberger Schichten hervorgehen bzw. Äquivalente deren jüngster Bildungen darstellen. Dies wird durch die Lagerungsbeziehungen gestützt. Interpretiert man die Darstellung auf der Geologischen Karte (HAHN 1968, Blatt 7918 Leibertingen), so sieht es so aus, als ob die Kirchberger Schichten auf der Nordseite des Talsbergs austreichen und der Süßwasserkalk mit kräftiger Südkomponente einfällt. Ein solches Einfallen kann aber nicht beobachtet werden, und KLÄHN (1922: 3) erwähnt eine diskordante Lagerung des Kalks über grünen Tonen (der Unteren Süßwassermolasse). Die dunkle Tonfazies der Kirchberger Schichten keilt also – ebenso wie der Kalkkomplex selbst – nach Norden zu aus (vgl. Abb. 2).

Während die meisten Säugetierfunde aus einem mergeligen Horizont im Liegenden des heute erschlossenen Kalks stammen, beprobte H. TOBIEN die im oberen Profilabschnitt eingeschalteten seekreideartigen Lagen aus feinkörnigem Karbonatdetritus. Die hieraus gewonnene Kleinsäugerfauna (u. a. *Megacricetodon bavaricus*, *Palaeosciurus sutteri*) kann der Säugerzone MN 5 (Oberes Orlanium der Säugetierstratigraphie) bzw. dem Karpatium der Paratethys-Gliederung (FAHLBUSCH 1981) zugeordnet werden (freundliche Mitteilung R. ZIEGLER, Stuttgart). Berücksichtigt man die stratigraphischen Befunde (s. o.), so kann man den Süßwasserkalk von Engelswies ins basale Karpatium einordnen.

3. Flora

3.1. Kenntnisstand und Bedeutung der Flora

Bereits Mitte der 50er Jahre des vorigen Jahrhunderts waren auf dem Talsberg bei Engelswies Steinbrüche angelegt. Im ersten Bericht über die damals erschlossenen Schichten und ihren Fossilinhalt wird von J. SCHILL (1859) das Vorkommen pflanzenführender Horizonte mit *Cinnamomum polymorphum*, *Cinnamomum Rossmässleri* und *Glyptostrobus europaeus* neben schilfartigen Resten erwähnt. Die Bestimmungen gehen auf den Züricher Botaniker OSWALD HEER (1859: 285) zurück, der von SCHILL Kunde von dem Vorkommen erhalten hatte und dies in einer „Flora Tertiaria Helvetica“ sogleich mitteilte. Die Fundstelle wurde in der Folgezeit wegen ihrer Abgelegenheit nur selten aufgesucht und nur von F. A. QUENSTEDT (1885), E. FRAAS (1910) und Th. ENGEL (1908) erwähnt. Letzterer stellte die ihm bekannten Funde in einer Florenliste zusammen (1908: 554), die praktisch bis heute den Kenntnisstand über die Flora wiedergibt. F. KIRCHHEIMER (1954) erkannte die von QUENSTEDT erstmals beschriebenen zapfenartigen Gebilde als Magnolienfruchtstände. RUTTE (1953) beschrieb die Petrographie des Algenkalks mit den darin erkennbaren

Cyanophyceen-Resten. HAHN (1968: 36) und GREGOR (1982: 221) zitieren lediglich ENGELS Liste. BUTZMANN (1985) machte erneut auf das Vorkommen von Palmen aufmerksam. Eine systematische und auch nur annähernd umfassende Beschreibung mit den in den Mittelpunkt des Interesses gerückten Analysen ökologischer, vegetations- und klimageschichtlicher Aspekte stand somit noch aus.

Die besondere Bedeutung der Engelswieser Flora ergibt sich aus ihrer guten Datierbarkeit mittels der neugefundenen Kleinsäugerfauna (s. o.). Die pflanzenführenden Horizonte befinden sich ebenso wie die Kleinsäugerreste führenden Lagen in den oberen Partien des noch erschlossenen Kalks. Sie haben daher auch dasselbe Alter (basales Karpatium, MN 5).

3.2. Erhaltung und Überlieferungsmechanismus der Flora

Die pflanzlichen Makroreste des Engelswieser Kalks zeigen eine für lakustrine Karbonate ungewöhnliche Erhaltung. Sie sind bei vollständiger Auflösung der organischen Substanz meist als Hohlräume in ihrer ursprünglichen räumlichen Gestalt, also ohne Pressung in eine Ebene, erhalten. Manchmal ist der Hohlraum sekundär von Karbonat verfüllt und gibt dann eine exakte Abformung wieder. Diese Art der Erhaltung ist sonst bei Kalktuffen oder Travertinen charakteristisch. Im Tertiär Süddeutschlands zeigen nur Pflanzenreste aus dem Böttinger Thermalsinterkalk (GREGOR 1982b) eine ähnliche, aber schlechtere Erhaltung. Die Abformung der Pflanzen im Engelswieser Kalk erfolgte durch Überkrustung mit kalkbindenden Cyanobakterienkolonien. Bei voluminöseren Resten wie Ästchen konnte die Überkrustung zur Bildung von Onkoiden („Mumien“) weiterführen, die auch transportiert werden konnten und dann nicht mehr in jedem Fall autochthon vorliegen (kenntlich an „falsch“ orientierten Geopetalgefügen). In Gesteinsschliffen findet man oft Reste zerbrochener Kalkkrusten als längliche „Filamente“.

Die allermeisten bestimmbareren Blatt- und Fruchtreste sind jedoch an eine ganz bestimmte Fazies gebunden. Diese besteht aus geringmächtigen Horizonten (bis 20 cm) in den oberen Partien des Profils, die von zahllosen verschlungenen Röhrchen rundlichen Querschnitts durchsetzt sind. Hierbei handelt es sich um Reste von Laichkraut (*Potamogeton*). Die Blätter und Früchte sind einzeln oder lagenweise zwischen diese Röhrchen eingebettet. Außer Pflanzenresten führen diese Lagen vereinzelte Onkoide mit *Brotia escheri* (BRONGN.) und Reste der Süßwasserkrabbe *Potamon speciosus* (MEYER). Der Engelswieser Kalk ist bekannt für das gehäufte Auftreten dieser Crustacee (FRAAS 1910; PRETZMANN 1987). Lateral kann die Laichkraut-Fazies in eine autochthone Schilf-Fazies übergehen, in der dikotyle Blattreste stark zurücktreten. Die beobachtete Häufigkeit der Blätter ist auf engem Raum stark schwankend. Eine auffällige kleinräumige Konstanz in der artlichen Zusammensetzung deutet auf äußerst kurze Transportweiten der allochthonen Reste.

3.3. Systematische Beschreibung der Flora

Die Untersuchung der Engelswieser Flora stützt sich auf Material aus der Sammlung des Hohenzollern-Gymnasiums Sigmaringen (SHGS), der Fürstlich Fürstenbergischen Sammlungen in Donaueschingen (FFSD), der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts in Tübingen (GPIT), der Sammlung des Bodensee-Naturmuseums Konstanz (SBK), dem Städtischen Naturkundlichen Museum Göppingen-Jebenhausen (Slg. ENGEL) sowie den Sammlungen der Staatlichen Museen für

Naturkunde Karlsruhe (SMNK) und Stuttgart (SMNS). Sämtliche Neuaufsammlungen des Autors befinden sich in der Stuttgarter Sammlung.

In den Synonymielisten der Arten werden alle Nennungen vom Fundort Engelswies, von weiteren süddeutschen oder wichtigen mitteleuropäischen Fundorten sowie weiterführende Literatur zur betreffenden Art angeführt.

Farnpflanzen – Pteridophyta

Schizaeaceae

Lygodium kaulfussii HEER 1861

Taf. 1, Fig. 1–2

1950 *Lygodium kaulfussii* HEER 1861. – KRÄUSEL & WEYLAND, S. 16. – [Synonymie]

1978 *Lygodium kaulfussii* HEER 1861 emend. GARDNER & ETTINGSHAUSEN. – MAI & WALTHER, S. 12, Taf. 12, Fig. 4 u. 5. – [Synonymie]

1989 *Lygodium kaulfussii* HEER. – GREGOR, S. 11; Abb. 13; Taf. 2, Fig. 1 u. 2.

Material: 3 Stücke, SMNS Inv.-Nr. P 1601/1–3.

Beschreibung. – Im Übergangsbereich von Schilf-Fazies in Laichkraut-Fazies auf der Nordseite des Talsbergs fanden sich mehrere lappige Fiederblättchen mit der mehrfach aufspaltenden, an Iridaceen-Blütenblätter erinnernden Nervatur. Die Reste tragen keine Sporangien und stammen daher von sterilen Fiedern. Die Blattlappen sind deutlich verbreitert.

Beziehungen. – Die breiten Blattlappen sollen *Lygodium kaulfussii* HEER von *L. gaudinii* HEER unterscheiden. GREGOR (1989: 11) vereinigt die beiden Arten und sämtliche weiteren von HEER unterschiedenen *Lygodium*-Arten. Nach KRÄUSEL & WEYLAND (1950) ist jedoch mit einer artlichen Eigenständigkeit von *L. kaulfussii* zu rechnen, und die fragmentarischen Reste aus der Oberpfalz ergeben hier ebenso wenig wie die Engelswieser Funde weitere Klarheit. Die Art *L. gaudinii* wird als einzige *Lygodium*-Art vom Randecker Maar (Schwäbische Alb) genannt (GREGOR 1986: 3; Taf. 1, Fig. 3), doch handelt es sich dabei nach eigener eingehender Untersuchung um den vorderen Abschnitt eines Fiederblättchens von *Pteridium oenigense* (UNGER) HANTKE.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies und der Oberpfalz (Tagebau Vizthum bei Rauberweiher, Schwandorfer Revier).

Weitere Vorkommen: Mitteloligozän von Sachsen (Haselbacher Serie), Jungtertiär von China und Nordamerika.

Thelypteridaceae

Pronephrium stiriacum (UNGER) KNOBLOCH & KVAČEK 1976

Taf. 1, Fig. 3

1950 *Lastraea stiriaca* (UNGER 1847) HEER 1859. – KRÄUSEL & WEYLAND, S. 28. – [umfangreiche Synonymie]

1970 *Cyclosorus stiriacus* (UNG.) CHING et TAKHT. – CZECHOTT, S. 783; Fig. 2; Tab. 1. – [Synonymie]

1976 *Pronephrium stiriacum* (UNGER 1847) comb. n. – KNOBLOCH & KVAČEK, S. 12; Taf. 1, Fig. 1.

1978 *Pronephrium stiriacum* (UNGER) KNOBLOCH & KVAČEK. – MAI & WALTHER, S. 11; Taf. 12, Fig. 1–3.

1985 *Pronephrium stiriacum* (UNGER) KNOBLOCH et KVAČEK. – HABLY, S. 83, 136; Taf. 3, Fig. 1 u. 4.

Material: 3 Handstücke mit jeweils mehreren Blättchen, SMNS Inv.-Nr. P 1602/1–2, P 1605/2.

Beschreibung. — Auf der Nordseite des Talsbergs kamen auf eng begrenzter Fläche mehrere Belege der langgestreckten Fiederblättchen vor. Sie besitzen längliche, gerundete, miteinander verwachsene Lappen. In keinem Fall sind Sporangien zu erkennen, so daß es sich wohl um sterile Fiedern handelt. Ob auf demselben Handstück zusammenliegende Blättchen dieser Art zufällig zusammengeschwemmt wurden oder gar zur selben Pflanze gehören, läßt sich nicht feststellen.

Beziehungen. — Die in Öhningen auftretende Art „*Lastraea*“ *oeningensis* HEER ist wahrscheinlich von *Pronephrium stiriaceum* verschieden (KRÄUSEL & WEYLAND 1950).

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Illerkirchberg (unpubl.) und Oberpfalz (Murnerweiher bei Schwandorf).

Weitere Vorkommen: Mitteloligozän von Sachsen (Haselbacher Serie), Oligozän der Schweiz; Untermiozän von Ungarn (Ipolytarnóc).

Pteridaceae

Pteris pennaeformis HEER 1855

Taf. 1, Fig. 4–5

1950 *Pteris pennaeformis* HEER 1855. — KRÄUSEL & WEYLAND, S. 32. — [Synonymie]
Material: 4 Stücke von einem Block, SMNS Inv.-Nr. P 1603/1a–d.

Beschreibung. — Auf der Südseite des Talsbergs fand sich ein aus altem Abraum stammender Block eines stark umkristallisierten Kalks in Laichkraut-Fazies, der zahlreiche in verschiedene Ebenen eingebettete, schmale Farnblättchen enthielt. Von der gekielten Mittelrippe zweigen einfache oder basal einfach geteilte Sekundärnerven ab. Der Blattrand verläuft etwas unregelmäßig, was durch unterschiedlich weit vorspringende Nerven verursacht wird. Von einer Zähnelung kann man aber nicht reden. Ein Exemplar läßt erkennen, daß sich die Blattspreite nicht bereits an der Blattbasis entwickelt.

Beziehungen. — Die einfache Nervaturspaltung wird von HEER (1855: 38) als Unterscheidungskriterium gegenüber *Pteris parschlugiana* UNGER angesehen. Die gestielten Blättchen lassen vermuten, daß ein Wedel aus nur wenigen Fiedern aufgebaut wurde, wie es bei der rezenten *Pteris cretica* der Fall ist. Die etwas unsichere Zuordnung zur Gattung *Pteris* (vgl. KRÄUSEL & WEYLAND 1950) wird dadurch gestützt.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen: Oligozän der Schweiz (Paudex bei Lausanne, Hoher Rhonen).

Nadelhölzer — Gymnospermae

Taxodiaceae

Glyptostrobus europaea (BRONGN.) UNGER 1850

Taf. 1, Fig. 6–8

- ?1859 *Glyptostrobus europaeus*. — HEER, S. 285. — [Engelswies]
- ?1881 *Glyptostrobus europaeus*. — QUENSTEDT, S. 31. — [Engelswies]
- ?1908 *Glyptostrobus europaeus* BRONGNIART. — ENGEL, S. 554. — [Engelswies]
- ?1924 *Glyptostrobus europaeus* BRONGN. — KLÄHN, S. 341. — [Engelswies]
- v 1954 *Glyptostrobus*. — KIRCHHEIMER, S. 72. — [Engelswies]
- v 1963 *Glyptostrobus europaeus* (BRGT.) HEER. — RÜFFLE, S. 156; Taf. 1, Fig. 7–13. — [Umfangreiche Synonymie]
- 1976 *Glyptostrobus europaea* (BRONGNIART 1833) UNGER 1850. — KNOBLOCH & KVAČEK, S. 16; Taf. 14, Fig. 8.

- 1982a *Glyptostrobus europaea* (BRONGN.) HEER. — GREGOR, S. 82; Taf. 1, Fig. 5. — [Synonymie]
 v 1982a *Glyptostrobus europaeus* (BRONGN.) HEER. — GREGOR, S. 221. — [Engelswies]
 1988 *Glyptostrobus europaea* (BRONGNIART 1833) UNGER 1850. — KOVAR-EDER, S. 218. — [Synonymie]

Material: 4 Handstücke mit Zweigresten, SMNS Inv.-Nr. P 1604/1; GPIT Inv.-Nr. 11261, 1715/1; SMNK Inv.-Nr. te-mi-211a. Zapfen SMNS Inv.-Nr. 1605/1–2, P 1612/5.

Beschreibung. — Die insgesamt 4 Zapfenabdrücke von *Glyptostrobus* mit den charakteristischen, apikal gesägten Zapfenschuppen sind offenbar lokal angereichert, denn die Belege stammen von einer eng begrenzten Stelle am Nordhang des Talsbergs, zwei sogar von demselben Handstück. Die Abdrücke der schuppenblättrigen Zweige konnten nur auf sehr wenigen Handstücken nachgewiesen werden, davon ein Zweig in Zusammenhang mit einem Zapfen. Es besteht der Verdacht, daß möglicherweise die viel auffälligeren umkrusteten *Potamogeton*-Stengel mit *Glyptostrobus* verwechselt worden waren. Da in Zürich keine Pflanzenreste aus Engelswies vorhanden sind (freundl. Mitteilung Dr. R. SCHLATTER), ist ungewiß, ob HEER von Engelswies Belege der Art vorlagen, oder ob er sich von den Laichkraut-Stengeln täuschen ließ. Die Stücke aus QUENSTEDTS Sammlung in Tübingen sind nicht von ihm beschriftet, so daß offen bleibt, ob sie seinerzeit erkannt worden waren.

Bemerkungen. — Außer *Glyptostrobus* können keine weiteren Koniferen nachgewiesen werden. KIRCHHEIMER (1954: 73) erwähnt zwar das angebliche Vorkommen von *Sciadopitys*-Zapfen und einen fraglichen *Pinus*-Zapfen in Sammlungsmaterial (GPIT), doch fanden sich dort keinerlei Belege davon.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Randecker Maar, Oberpfalz (Wackersdorf, Ponholz, Viehhausen); Mittelmiozän von Öhningen, Schrotzburg, Hohenkrähen/Hegau; Unter- bis Obermiozän von Bayern (Rittsteig, Wengen/Adelegg, Massenhausen, Aubenham, u. a.).

Weitere Vorkommen (Auswahl): Untermiozän — Pliozän vom Niederrhein (Liblar, Düren, Eschweiler, Brunssum, Reuver), Rhön (Kaltennordheim), Fichtelgebirge (Seußén); Mittel- bis Obermiozän des Wiener Beckens, Polen (Stare Gliwice, Turow), ČSFR, Ungarn; Obermiozän von Italien (Gabbro), Rumänien (Chiuzbaia); Pliozän von Norddeutschland (Willershausen); Jungtertiär von Portugal, Frankreich, Serbien, Westsibirien, Sachalin, China, Alaska.

Bedecktsamer — Angiospermae

Magnoliaceae

Magnolia diana UNGER 1861

Taf. 2, Fig. 1

- 1908 *Juglans acuminata*. — ENGEL, S. 554. — [Engelswies]
 1924 *Juglans acuminata* HEER. — KLÄHN, S. 341. — [Engelswies]
 1963 *Magnolia diana* UNGER. — MAI, S. 69; Taf. 7, Fig. 1–3.
 1985 *Magnolia diana* UNGER. — HABLY, S. 85, 138; Abb. 2; Taf. 5, Fig. 3–5; Taf. 6, Fig. 2–3. — [Synonymie]

Material: 3 Blattrreste, SMNS Inv.-Nr. P 759/2, P 1606/1; FFSD (o. Nr.).

Beschreibung. — Genaue Analysen der Nervatur eines über 12 cm langen, ovalen, ganzrandigen Blattes aus Engelswies zeigten, daß die Tertiär- und Quartärnervatur, soweit sie noch erkennbar ist, völlig von der einer Juglandacee abweicht, für die es früher gehalten worden war. Statt der senkrecht zu den Sekundärnerven anastomosierenden Tertiärnerven findet man ein Maschenwerk, das aus kaum unterscheidbaren Tertiär- und Quartärnerven aufgebaut wird. Sie bilden ein Netzwerk

isometrischer Polygone. Die Blattspreite verschmälert sich keilförmig zum Blattgrund hin. Die Sekundärnerven biegen an der Abzweigung vom Hauptnerv allmählich um. Sie gabeln mitunter auf und bilden nahe dem Blattrand Schlingen. Der Blattstiel ist leider nicht mehr erhalten. Die Abdrücke weisen auf eine derbe, ledrige Beschaffenheit der Blätter hin. Aus diesem Grund darf man annehmen, daß es sich um eine immergrün geprägte Art gehandelt hat. Aufgrund der Feinnervatur und der Blattform ist die Zugehörigkeit der Belegstücke zu *Magnolia diana* UNGER gesichert.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen: Untermiozän von Niederschlesien (Seifhennersdorf); Egerium bis Sarmatium von Ungarn (Eger, Ipolytarnóc, Mecsek-Berge, Szelecsi-völgy).

Magnolia mirabilis KOLAKOVSKIJ 1959

Taf. 2, Fig. 2

1985 *Magnolia mirabilis* KOLAKOVSKIJ. — HABLY, S. 87, Abb. 3a–b; Taf. 7, Fig. 1–3. Material: 3 Blattfragmente, SMNS Inv.-Nr. P 1607/1–3.

Beschreibung. — Im Gegensatz zu den langovalen Blättern von *Magnolia diana* handelt es sich hier um breitovale Blätter, die ihre maximale Breite im vorderen Drittel der Blattspreite erreichen. Die Blattbasis ist keilförmig; die Blattspitze bei unseren Exemplaren leider nicht erhalten. Von der Mittelrippe steigen weitständige Sekundärnerven bogenförmig auf, die durch Schlingen randnah miteinander verbunden sind. Die Feinnervatur macht einen ausgesprochen laurophyllen Eindruck (die Polygonfelder treten erhaben hervor), doch war die Blattlamina weniger derb als bei *Magnolia diana*. Die Polygone der Quartärnerven sind etwas größer als bei letzterer Form. Blattmorphologie und -nervatur stimmen mit der aus Ungarn bekannten Art überein.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen: Oberoligozän bis Untermiozän von Ungarn (Vértesszölös, Ipolytarnóc).

Magnoliaestrobis sigmaringensis (QUENSTEDT) n. comb.

Taf. 2, Fig. 3–5

1881 Zapfenförmige Früchte. — QUENSTEDT, S. 31. — [Engelswies]

v *1885 *Strobilites sigmaringensis*. — QUENSTEDT, S. 1147; Taf. 98, Fig. 13–14. — [Engelswies]

1908 *Strobilites sigmaringensis* QUENSTEDT. — ENGEL, S. 554. — [Engelswies]

1924 *Strobilites sigmaringensis* QU. — KLÄHN, S. 341. — [Engelswies]

v 1954 *Magnolia sigmaringensis* (QUENSTEDT). — KIRCHHEIMER, S. 72; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 1–4. — [Engelswies]

v 1957 *Magnolia sigmaringensis* (QUENSTEDT) KIRCHHEIMER. — KIRCHHEIMER, S. 537; Taf. 53, Fig. 199a. — [Engelswies]

1959 *Magnoliaestrobis hungaricus* n. sp. — RÁSKY, S. 457; Taf. 70, Fig. 7–8.

v 1982a *Magnolia sigmaringensis*. — GREGOR, S. 221. — (Engelswies)

Material: SMNS, Inv.-Nr. 8204/1–4 u. 17455/4; GPIT, Inv.-Nr. 13387–13392, 1034/31–32, 1715/11, 6/98/13–14.

Beschreibung. — Die bereits QUENSTEDT aufgefallenen zapfenartigen Hohlräume waren offenbar an einer bestimmten Stelle in einer *Potamogeton*-Lage angeordnet. Sie wurden von KIRCHHEIMER (1954) ausführlich beschrieben und als Sammelfrüchte von Magnolien erkannt. Da er es versäumte, aus QUENSTEDTs beiden Typusexemplaren einen Lectotypus auszuwählen, sei dies hiermit nachgeholt, indem

der Abdruck mit dem ansitzenden Stiel (GPIT Inv.-Nr. 6/98/14) zum Lectotypus bestimmt wird. Ein Ausguß davon wird erneut abgebildet (Taf. 2, Fig. 3). Die spiralig angeordneten Karpelle sind zwar charakteristisch für die Gattung, doch ist es nicht möglich festzustellen, zu welcher von den beiden durch Blattreste nachgewiesenen *Magnolia*-Arten die Früchte gehören. Aus diesem Grund erscheint es zweckmäßiger, die für fossile Magnolienfrüchte aufgestellte Kunstgattung *Magnoliaestrobus* SEWARD & CONWAY zu benützen. *Magnolia sigmaringensis* wird deswegen zu *Magnoliaestrobus* gestellt. Die Benennung verschiedener Organe einer Art mit unterschiedlichen Namen sollte aber m. E. nur in solchen begründeten Fällen geschehen. Die Früchte waren offensichtlich in reifem Zustand verhärtet, wie man es rezent vor allem bei immergrün geprägten Arten beobachten kann (z. B. *Magnolia grandiflora*, Taf. 2, Fig. 6). Trotz intensiver Suche konnten keine sicheren Abdrücke isolierter Magnoliensamen gefunden werden.

Beziehungen. — Die aus Ungarn (Ipolytarnóc) beschriebene Art *Magnoliaestrobus hungaricus* RÁSKY (1959: 457) ist entgegen der Ansicht dieser Autorin mit unserer Art synonym. Die Engelswieser Exemplare variieren in ihren Abmessungen sehr stark und sind keineswegs stets größer als die ungarischen. Auch Länge und Breite des Fruchtsiels mit den spiralig angeordneten Narben der Staub- und Blütenblätter liegen sicher innerhalb der artlichen Variationsbreite (vgl. Lectotypus!). Wesentlich kleiner und deswegen nicht identisch sind dagegen die als *Magnolia glivicensis* SZAFFER (1961, Taf. 15, Fig. 6–9) bezeichneten Sammelfrüchte.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weiteres Vorkommen: Untermiozän von Ungarn (Ipolytarnóc).

Lauraceae

Daphnogene polymorpha (A. BRAUN) ETTINGSHAUSEN 1851

Taf. 3, Fig. 1–4

- 1859 *Cinnamomum polymorphum*. — HEER, S. 285. — [Engelswies]
- 1859 *Cinnamomum Rossmässleri*. — HEER, S. 285. — [Engelswies]
- 1885 *Cinnamomum dispar*. — QUENSTEDT, S. 1159; Taf. 99, Fig. 17. — [Engelswies]
- 1908 *Cinnamomum polymorphum*. — ENGEL, S. 554. — [Engelswies]
- 1908 *Cinnamomum Rossmässleri*. — ENGEL, S. 554. — [Engelswies]
- 1924 *Cinnamomum polymorphum*. — KLÄHN, S. 341. — [Engelswies]
- 1924 *Cinnamomum rössmässleri*. — KLÄHN, S. 341. — [Engelswies]
- v 1954 *Cinnamomum*. — KIRCHHEIMER, S. 71. — [Engelswies]
- 1954 *Cinnamomum polymorphum*. — HANTKE, S. 66; Taf. 10, Fig. 7–10; Taf. 11, Fig. 1–3.
- v 1963 *Cinnamomophyllum polymorphum* (A. BR.) KR. & WLD. — RÜFFLE, S. 201; Taf. 8, Fig. 11–12. — [Synonymie]
- v 1963 *Cinnamomophyllum scheuchzeri* (HEER) KR. & WLD. — RÜFFLE, S. 201, Taf. 8, Fig. 1–10.
- v non 1982b *Cinnamomum polymorphum* HEER. — GREGOR, S. 7; Taf. 3, Fig. 1–2.
- v 1983 *Dicotylophyllum* sp. — GREGOR, S. 17; Taf. 2, Fig. 1.
- 1986 *Daphnogene*. — SPITZLBERGER, S. 64, Abb. 1, Fig. 1–10.
- 1986 *Daphnogene polymorpha* (A. BRAUN 1845) ETTINGSHAUSEN 1851. — KNOBLOCH & KVAČEK, S. 52; Taf. 12, Fig. 18, 20; Taf. 19, Fig. 3, 4, 7; Taf. 23, Fig. 7.
- 1989 *Cinnamomum polymorphum*. — EBERHARD, S. 460.

- v 1990 *Cinnamomophyllum polymorphum* (A. BR.) KR. & WLD. — SCHWEIGERT, S. 278.
 v 1990 *Cinnamomophyllum scheuchzeri* (HEER) KR. & WLD. — SCHWEIGERT, S. 278.
 1990 *Cinnamomum polymorphum*. — BÜCHLER, S. 144; Abb. 9, Fig. 28, 43, 157, 239, 263, 281.

Material: über 60 Handstücke; SMNS Inv.-Nr. P 759/3–4, P 1608/1–52; GPIT Inv.-Nr. 1715/8–10, 11536, 13405; weitere Belege: FFSD; Slg. ENGEL, Göppingen-Jebenhausen.

Beschreibung. — Weitaus häufigster Bestandteil der Engelswieser Flora sind die gemeinhin als „Zimtbaum“-Blätter bekannten dreinervigen Blattreste, deren Identität mit Vertretern der rezenten Gattung *Cinnamomum* aber nicht sicher ist. Wie jüngst wieder von SPITZLBERGER (1986) ausgeführt wurde, kann man eine Reihe morphologischer Typen („Arten“) unterscheiden. Gegenwärtig ist ein Trend erkennbar, sämtliche Reste in einer einzigen Art der Kunstgattung *Daphnogene* UNGER zu vereinigen. Dieses Vorgehen erscheint bei genügend Fundstücken, wie es hier in Engelswies der Fall ist, weitgehend gerechtfertigt. *Daphnogene polymorpha*-Blätter aus Engelswies erreichen bis 10,5 cm Länge (durchschnittlich etwa 6 cm). Auffällig sind die bei breiteren Formen besonders ausgeprägten „Träufelspitzen“, die man neuerdings neutraler als „Vorspitzen“ bezeichnet (ELLENBERG 1985). Der Blattgrund geht — wie bei *Cinnamomum* — ganz allmählich in den Blattstiel über. Bei vielen Exemplaren kann man die Feinnervatur im Streiflicht erkennen; sie formt sich allerdings kaum im Sediment ab. Die Blätter scheinen eine derb-ledrige Beschaffenheit besessen zu haben, da sie häufig etwas gewellt, aber nie eingerissen sind.

Beziehungen. — Mit Hilfe blattanatomischer, aber auch morphologischer Detailuntersuchungen ist es möglich nachzuweisen, daß manche dreinervigen Blattreste in tertiären Floren eindeutig nichts mit *Daphnogene polymorpha* zu tun haben. So handelt es sich z. B. bei sämtlichen Funden aus dem Böttinger Thermalsinterkalk (GREGOR 1982b) um Blätter der Ulmacee *Celtis begonioides* GOEPPERT. Die Nervatur spaltet dort bereits an der Basis der Blattspreite auf, und der Blattrand ist gesägt, was auf den Abbildungen in der Veröffentlichung nicht zu erkennen ist. Andere dreinervige Blätter gehören zu den Hamamelidaceen (z. B. *Matudaea menzelii* WALTHER, *Parrotia pristina* [ETT.] STUR), Rhamnaceen (*Paliurus tiliaefolius* [UNGER] BŮŽEK) oder diversen Lauraceen (*Litsea*, *Neolitsea*, *Lindera*, *Notophoebe* u. a.). Sieht man beim Engelswieser Material von einer Überbetonung morphologischer Endglieder ab, so fallen lediglich besonders große, mit *Cinnamomum spectabile* HEER identische Blätter aus dem Rahmen (s. u.).

Bemerkungen. — Gelegentlich kommen knapp 5 mm große, leicht eingefurchte Hohlräume von Früchten vor, die mit dem Fruchtsiel fest verbunden waren (Taf. 1, Fig. 12). Sie gehören sicherlich zu *Daphnogene polymorpha* und werden in der Literatur ebenso wie die Blätter als *Cinnamomum polymorphum* bezeichnet (GREGOR 1982: 99).

Vorkommen in Süddeutschland: Oligozän des Ostallgäus; Untermiozän von Engelswies, Heggbach, Illerkirchberg, Randecker Maar, Würtingen, Oberpfalz; Mittelmiozän der Adelegg (Wengen), Illertissen, Königseggwald, Öhningen, Steinheim am Albuch, Ostbayern.

Weitere Vorkommen (Auswahl): Oligozän der Schweiz, Ungarn, Rheinland (Rott/Siebengebirge), Sachsen; Untermiozän von Niederschlesien, ČSFR, Ungarn; Mittel- bis Obermiozän des Wiener Beckens; Obermiozän von Rumänien.

Daphnogene spectabilis (HEER) KNOBLOCH 1968

Taf. 3, Fig. 5

*1856 *Cinnamomum spectabile*. — HEER, S. 91; Taf. 96, Fig. 1–8.1968 *Daphnogene spectabile* (HEER) n. comb. — KNOBLOCH, S. 137; Abb. 9. — [Synonymie]1968 *Daphnogene cinnamomea* (ROSSM.) KNOBL. — KNOBLOCH, S. 137; Abb. 10–13.1985 *Daphnogene spectabile* (HEER) KNOBLOCH. — HABLY, S. 94, Abb. 9a–c; S. 142; Taf. 11, Fig. 5; Taf. 12, Fig. 2–3.

Material: 2 Fragmente, SMNS Inv.-Nr. P 1609/1–2.

Beschreibung. — Die dieser Art zugeordneten Reste werden von manchen Autoren in die Art *Daphnogene polymorpha* einbezogen. Obwohl nur zwei Fragmente vorliegen, fällt auf, daß sich die Nervatur dieser Blätter vollkommen anders im Gestein abgeprägt hat, obwohl *Daphnogene polymorpha* damit vergesellschaftet ist. Die Tertiär- und Quartärnervatur tritt nämlich überaus deutlich hervor. Die beiden Seitennerven verlaufen bei *D. spectabilis* meist weiter vom Blattrand entfernt als bei *D. polymorpha* und spalten in sehr spitzem Winkel auf. Aus diesem Grund wird die Art hier als eigenständig betrachtet. Es ist auffällig, daß *D. spectabilis*-Blätter nur bis in das Untermiozän vorkommen.

Beziehungen. — Dieselbe Art der Nervaturabprägung wie bei *D. spectabilis* kennzeichnet auch *D. cinnamomea* (ROSSM.) KNOBL., weswegen diese jetzt als synonym betrachtet wird. Eine geringere Breite letzterer Art (KNOBLOCH 1968) ist sicher nur graduell und kann allein sicher kein artunterscheidendes Merkmal darstellen. Nach Rezentvergleichen ist *Daphnogene spectabilis* kaum mit der Gattung *Cinnamomum* in Verbindung zu bringen, dagegen scheint eine Zugehörigkeit zur Gattung *Neolitsea* möglich.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen: Oligozän der Schweiz; Untermiozän von Ungarn und der ČSFR.

Persea speciosa HEER 1856

Taf. 4, Fig. 1

*1856 *Persea speciosa*. — HEER, S. 81; Taf. 99, Fig. 11–12; Taf. 100, Fig. 18.1859 *Persea speciosa*. — HEER, S. 185; Taf. 153, Fig. 5.1934 *Persea speciosa* HEER. — WEYLAND, S. 78; Taf. 12, Fig. 6–9.1938 *Persea speciosa* HEER. — KRÄUSEL, S. 55, Abb. 15a; Taf. 7, Fig. 1–2.1985 *Persea speciosa* HEER. — HABLY, S. 89, Abb. 5; Taf. 8, Fig. 4.1989 *Symplocos* sp. — HABLY, S. 89; Abb. 55–56; Taf. 3, Fig. 1.

Material: 2 Blattreste, SMNS Inv.-Nr. P 1610/1; GPIT Inv.-Nr. 13401.

Beschreibung. — Die beiden ganzrandigen, deutlich obovaten Blätter sind beide nicht ganz vollständig. Die Nervatur ist überaus deutlich und weist auf eine ledrige, typisch laurophyll Beschaffenheit hin. Die recht steil aufsteigenden Sekundärnerven sind bogenläufig und mit mehr oder weniger senkrecht dazu verlaufenden, weitständigen Queranastomosen verbunden. Der Abstand dieser zueinander verringert sich zum Rand des Blattes hin. Die feinere Nervatur tritt nicht in Erscheinung.

Beziehungen. — Die bemerkenswerteste Übereinstimmung besteht mit den Exemplaren aus Nagysáp (Ungarn). Der eigentümliche bogenläufige Nervaturtyp mit den sehr regelmäßigen Queranastomosen ist jedoch der Gattung *Symplocos*, zu der jene Blätter gestellt worden waren, fremd. Beachtliche morphologische Ähnlichkeiten in Blattform und Nervatur bestehen mit der rezenten Lauraceen-Art *Persea americana*.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies; Mittelmiozän von Öhningen und der Schrotzburg.

Weitere Vorkommen: Oberoligozän bis Untermiozän von Ungarn (Nagysáp, Ipolytarnóc); Untermiozän von Mainz-Kastel und Rheinland (Kreuzau, Altenrath, Siegburg); Mittelmiozän der Schweiz (Le Locle); Obermiozän von Italien (Gabbro).

Hamamelidaceae

Liquidambar europaea A. BRAUN 1836 (Frucht)

Taf. 1, Fig. 9

1856 *Liquidambar europaeum* A. BRAUN. — HEER, S. 6; Taf. 51, Fig. 1–2.

1954 *Liquidambar europaea* A. BRAUN 1836. — HANTKE, S. 64; Taf. 8, Fig. 8; Taf. 9, Fig. 2.

1982a *Liquidambar europaea* A. BRAUN. — GREGOR, S. 104; Taf. 3, Fig. 5–12. — [Synonymie]

1988 *Liquidambar europaea* A. BRAUN 1836. — KOVAR-EDER, S. 222. — [Synonymie]

Material: 1 Frucht, SMNS Inv.-Nr. P 1611/1.

Beschreibung. — Obwohl der Süßwasserkalk von Engelswies nicht die geringste Spur eines Blattrestes von *Liquidambar* geliefert hat, kann die Art durch einen als Hohlraum überlieferten Abdruck einer Frucht eindeutig nachgewiesen werden. Die körperlich erhaltene Frucht besitzt einen Durchmesser von etwa 18 mm. Sonst bekannte Fossilnachweise der Art aus dem Tertiär sind entweder flachgedrückt oder abgerollt. Hier sind hingegen die stacheligen Fortsätze der paarigen Samenfächer in einzigartiger Weise erhalten. Die Oberfläche der Frucht läßt die wabenförmige Skulptur der Samenfächer erkennen.

Vorkommen in Süddeutschland (Blätter, Früchte): Untermiozän von Engelswies, Oberpfalz (Wackersdorf); Mittelmiozän von Öhningen, Schrotzburg; Mittel- bis Obermiozän von Bayern (Massenhausen, Lerch, Aubenham, Achldorf); Obermiozän des Oberrheingrabens (Sprendlingen).

Weitere Vorkommen (Auswahl): Oligozän der Schweiz; Untermiozän vom Niederrhein (Frechen), Vogelsberg (Bad Salzhausen), Lausitz; Unter- bis Mittelmiozän von Polen (Turow, Stare Glivice), ČSFR, Ungarn (Erdöbenye), Österreich (Wiener Becken); Obermiozän von Rumänien (Chiuzbaia); Pliozän von Norddeutschland (Willershausen, unpubl.), Elsaß (Sessenheim).

Cercidiphyllaceae

Cercidiphyllum helveticum (HEER) JÄHNICHEN, MAI & WALTHER 1980

Taf. 1, Fig. 10

1980 *Cercidiphyllum helveticum* (HEER) nov. comb. — JÄHNICHEN, MAI & WALTHER, S. 371; Taf. 7; Taf. 8, Fig. 1. — [Umfangreiche Synonymie]

Material: 1 Beleg, SMNS Inv.-Nr. P 1643/1.

Beschreibung. — Der nur schwach gekrümmte, 18 mm lange und etwa 4,8 mm breite, apikal zugespitzte Abdruck stellt die isolierte Klappe einer *Cercidiphyllum*-Balgfrucht dar. Dies ist der erste fossile Nachweis solcher Früchte in der süddeutschen Molasse, was sicherlich auch auf der unauffälligen Erscheinung der Reste beruht.

Beziehungen. — Wahrscheinlich den Früchten zugehörige Blattreste, die heute als *Cercidiphyllum crenatum* (UNGER) BROWN bezeichnet werden, können in Engelswies bisher nicht nachgewiesen werden. Sie sind aber gelegentlich in Süddeutschland nachgewiesen worden (bei HEER 1859, Taf. 110, Fig. 13 als „*Grewia arcinervis*“ aus Öhningen).

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen (Auswahl): Untere Süßwassermolasse der Schweiz (Hoher Rhoden); Oberoligozän – Untermiozän der ČSFR (Kundratice, Markvartice, Bilina, Břešťany, Chomutov); Untermiozän von Niederschlesien (Seifhennersdorf), Niederrhein (Frechen); Obermiozän der Ukraine (Ilnica), Pliozän von Thüringen (Berga).

Betulaceae

Alnus julianaeformis (STERNBERG) KVAČEK & HOLÝ 1974

(ohne Abb.)

1976 *Alnus julianaeformis* (STERNBERG 1823) KVAČEK & HOLÝ 1974. — KNOBLOCH & KVAČEK, S. 29; Taf. 7, Fig. 2, 6; Taf. 13, Fig. 1, 3, 7, 10, 12; Taf. 14, Fig. 3, 6, 9–11; Taf. 28, Fig. 7. — [umfangreiche Synonymie]

Material: 3 Exemplare, SMNS Inv.-Nr. P 1613/1–3.

Beschreibung. — Bei scheinbar ganzrandigen, buchenähnlichen Blättern handelt es sich um *Alnus*-Blätter. Der Blattrand ist nicht gerade, sondern fein gezähnt. Der Blattgrund ist gerundet oder stumpf keilförmig. Die Sekundärnerven sind fast gerade oder sehr schwach nach vorn gebogen und laufen in die einfachen Blattrandzähne aus. Zwischen diesen sind jeweils zwei bis drei weitere Zähne eingeschaltet. Die Sekundärnerven sind untereinander durch dichte, senkrecht dazu verlaufende Tertiärnerven verbunden. An den Abzweigungen von der Mittelrippe sind die Sekundärnerven etwas verdickt.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Oberpfalz; Mittelmiozän von Heggbach.

Weitere Vorkommen: Untermiozän vom Niederrhein (Liblar bei Köln); Unter- bis Mittelmiozän von Polen, ČSFR, Ungarn, Österreich (Steiermark); Obermiozän von Rumänien.

Myricaceae

Myrica cf. *undulatissima* KNOBLOCH & KVAČEK 1976

Taf. 4, Fig. 2

cf. 1976 *Myrica undulatissima* sp. n. — KNOBLOCH & KVAČEK, S. 22; Taf. 6, Fig. 5; Taf. 7, Fig. 9.

Material: 5 Exemplare, SMNS Inv.-Nr. P 1612/1–5.

Beschreibung. — Die aus der Oberpfälzer Braunkohle nachgewiesene Art *Myrica undulatissima* wurde hauptsächlich aufgrund kutikular-analytischer Untersuchungen aufgestellt. Die Engelswieser Funde stimmen in den morphologischen Merkmalen damit überein. Die Blätter sind völlig geradrandig. Sie waren offensichtlich recht derb, was man an einer Wellung des Blattrands erkennen kann. Die Sekundärnerven zweigen sehr regelmäßig und dicht in stumpfem Winkel von der Mittelrippe ab und sind nahe dem Blattrand durch Schlingen verbunden. Die oval-lanzettliche Blattgestalt, die am Typusmaterial nur vermutet werden konnte, da ausschließlich unvollständige Exemplare vorlagen, könnte bei einer Identität mit den Engelswieser Stücken bestätigt werden. Der Blattumriß gleicht dem des rezenten Lorbeers (*Laurus nobilis* L.).

Beziehungen. — Wegen der so völlig verschiedenen Erhaltung ist die Identität unserer Belege mit *M. undulatissima* schwer zu verifizieren. Die im Jungtertiär häufige Art *Myrica lignitum* (UNGER) SAPORTA zeigt aber wie die meisten anderen *Myrica*-Arten eine Zähnelung und hat schmälere Blätter. Die aus dem Untermiozän des Randecker Maars bekannte ganzrandige Art *M. praeesculenta* RÜFFLE hat einen anderen Umriß und wesentlich weiterständige Sekundärnerven. Aufgrund der Ner-

vaturmerkmale erscheint die Zuordnung zur Gattung *Myrica* bei den Engelswieser Stücken gesichert.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies (fraglich), Oberpfalz (Murnerweiher bei Schwandorf).

Weiteres Vorkommen: Untermiozän von Nordböhmen.

Juglandaceae
Carya bartkoi HABLY 1985

Taf. 5, Fig. 2

*1985 *Carya bartkoi* n. sp. — HABLY, S. 108, 149; Taf. 28, Fig. 6; Taf. 29, Fig. 4; Taf. 36, Fig. 1; Abb. 20.

Material: 1 Fragment, SMNS Inv.-Nr. P 1644/1.

Beschreibung. — Ein Fragment eines leicht asymmetrischen, 4,2 cm breiten, gezähnten Blatts weist etwas pendelnde Sekundärnerven auf, die sich erst nahe dem Blattrand in Schlingen verbinden. Davon abzweigende Tertiärnerven laufen in die Randzähne. Die Ausbildung der Randzähne (ähnlich *Juglans cinerea* L.) deutet ebenso wie die zwischen den Sekundärnerven anastomosierenden Tertiärnerven auf ein Juglandaceenblatt. Es läßt sich aber keine Übereinstimmung mit aus Süddeutschland bekannten Arten erkennen. Im Detail besteht eine gute Übereinstimmung mit der bisher nur von *Ipolytarnóc* (Ungarn) bekannten Art *Carya bartkoi* HABLY (1985, Abb. 20c).

Beziehungen. — Im Unterschied zu *Pterocarya paradisiaca* (UNGER) ILJINSKAJA (s. u.) ist die Tertiärnervatur viel deutlicher abgeprägt und die Blattspreite zu breit. Auch *Cyclocarya* hat wesentlich kleinere Fiederblättchen. *Carya serraefolia* (GOEPPERT) KRÄUSEL zeichnet sich durch häufig gabelnde Sekundärnerven aus, während bei unserem Beleg keinerlei Aufgabelung vorkommt.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weiteres Vorkommen: Untermiozän von Ungarn (*Ipolytarnóc*).

Pterocarya paradisiaca (UNGER) ILJINSKAJA 1962

Taf. 5, Fig. 3

1859 *Pterocarya denticulata*. — HEER, S. 94; Taf. 131, Fig. 5–7.

1938 *Pterocarya denticulata* (WEB.) HEER. — KRÄUSEL, S. 41, Abb. 10a; Taf. 5, Fig. 7.

1976 *Pterocarya paradisiaca* (UNGER 1849) ILJINSKAJA 1962. — KNOBLOCH & KVAČEK, S. 24; Taf. 1, Fig. 4, 9, 11; Taf. 11, Fig. 5; Taf. 12, Fig. 5, 16; Taf. 30, Fig. 7; Taf. 31, Fig. 13. — [Synonymie]

Material: 2 Belege; SMNS Inv.-Nr. P 1615/1 und GPIT Inv.-Nr. 1715/12.

Beschreibung. — Die fragmentarischen langovalen, leicht asymmetrischen Blattreste weisen gut erhaltene Ränder mit einer ausgeprägten Zähnelung auf. Die relativ weitständigen, leicht bogenförmig aufsteigenden Sekundärnerven laufen in die Spitzen der Blättzähne und sind auch untereinander durch Queranastomosen und Schlingen verbunden. Von den Sekundärnerven am Blattrand nach hinten abzweigende Tertiärnerven laufen ebenfalls in Blattrandzähne aus. Die nach vorn gerichteten Zähne besitzen eine breite Basis und verschmälern sich sehr rasch.

Beziehungen. — Vergleiche mit Rezentmaterial und fossilen Abdrücken von *Pterocarya fraxinifolia* aus dem Mittelpleistozän von Stuttgart-Bad Cannstatt lassen prinzipielle Gemeinsamkeiten im Nervaturstil, aber keine Identität oder engere Beziehung der beiden Arten erkennen.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Oberpfalz (Wackersdorf).

Weitere Vorkommen: Untermiozän von Mainz-Kastel; Untere Süßwassermolasse der Schweiz (Hoher Rhonen, Eriz); Mittel- bis Obermiozän von Österreich (Wiener Becken, Niederösterreich); Obermiozän von Italien (Gabbro).

Rutaceae

Zanthoxylum schillii n. sp.

Taf. 4, Fig. 5–7

Holotypus: Taf. 4, Fig. 5, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Inv.-Nr. te-mi-211b.

Paratypen: Orig. zu Taf. 4, Fig. 6–7, SMNS Inv.-Nr. P 1624/1–2; weitere Belegstücke: SMNS Inv.-Nr. P 1624/3–6.

Stratum typicum: Untermiozäner Süßwasserkalk (Karpantium, MN 5).

Locus typicus: Talsberg bei Engelswies, Blatt 7918 Leibertingen.

Derivatio nominis: nach JULIUS SCHILL (1821–1880), dem ersten Beschreiber der Engelswieser Fundstelle.

Diagnose. – Art der Gattung *Zanthoxylum* L. mit derb-ledrigen, ganzrandigen, breitlanzettlichen Teilblättern (von Fiedern). Die Teilblätter erreichen eine Länge von etwa 12 cm und eine Breite von etwa 4,5 cm. Der Blattgrund ist gerundet, beim terminalen Endblatt einer Fieder keilförmig. Der Blattrand ist etwas nach unten umgebogen. Die Sekundärnerven zweigen im basalen Teil der Blattspreite in einem recht spitzen Winkel (ca. 45°) ab; weiter apikal nimmt der Winkel zu. Die Sekundärnerven sind randnah miteinander verbunden. Tertiär- und Quartärnerven bilden parallel zu den Sekundärnerven gestreckte rhombische Felder aus. Am Blattrand laufen die Tertiärnerven senkrecht auf diesen zu.

Beziehungen. – Bemerkenswert ist die Ähnlichkeit der Blattnervatur mit derjenigen von *Fagara europaea* RÜFFLE (1963: 216, Taf. 24, Fig. 2). Unsere Art unterscheidet sich aber davon durch die basal steiler aufsteigenden Sekundärnerven und deutlich kleinere quartäre Rhombenfelder. Die blattanatomisch als Rutacee identifizierte Art *Fagara europaea* kann je nach systematischer Auffassung auch zur Gattung *Zanthoxylum* L. (= „*Xanthoxylon*“) gestellt werden (schriftl. Mitteilung L. RÜFFLE, Berlin). Eine Neukombination von *Fagara europaea* zu *Zanthoxylum europaeum* ist aus nomenklatorischen Gründen nicht möglich, da dieser Name bereits präokkupiert ist (*Zanthoxylum europaeum* UNGER, besser bekannt als *Weinmannia europaea* [UNGER] HEER). Die Gattung *Zanthoxylum* ist im süddeutschen Jungtertiär auch durch Samenreste öfter nachgewiesen worden (z. B. GREGOR 1982a: 107). Die Blattreste aus Engelswies werden aufgrund der morphologischen Gemeinsamkeiten mit *Fagara europaea* RÜFFLE analog zu *Zanthoxylum* gestellt und dafür die neue Art *Z. schillii* n. sp. errichtet. Weitere in der Literatur mit *Zanthoxylum* in Verbindung gebrachte fossile Einzelblätter von Fiedern sind stets kleiner und haben gesägte Blattränder.

Die Engelswieser Art liegt nur in Einzelblättern vor, wobei es sich beim Holotypus wegen fehlender Asymmetrie und keilförmiger Blattbasis wohl um das Endblatt einer Fieder handelt.

Bemerkungen. – Der Holotypus zu *Zanthoxylum schillii* am Staatlichen Museum für Naturkunde in Karlsruhe war als „*Juglans paviaefolia* HEER“ und aus dem pleistozänen Bad Cannstatter Travertin stammend beschriftet worden. HEER verstand aber unter diesem Namen Juglandaceen-Blätter mit gesägtem Rand, bei

denen es sich um *Pterocarya*-Blätter handelt (BERTSCH 1927 und eigene Überprüfung).

Aceraceae

Acer tricuspidatum BRONN 1838

Taf. 1, Fig. 13

- v ?1963 *Acer* sp. — RÜFFLE, S. 234; Taf. 11, Fig. 19–20.
 - 1972 *Acer tricuspidatum* BRONN. — WALTHER, S. 56; Taf. 7–18; Taf. 24, Fig. 5–7; Taf. 39–51. — [Umfangreiche Synonymie]
 - 1976 *Acer tricuspidatum* BRONN 1838. — KNOBLOCH & KVAČEK, S. 71; Taf. 1, Fig. 7; Taf. 14, Fig. 1; Taf. 28, Fig. 9; Taf. 31, Fig. 5.
 - v 1983 Flügelfrüchte von Ahorn. — GREGOR & VODÍČKOVÁ, S. 4. — [Engelswies]
 - 1985 *Acer tricuspidatum* BRONN. — HABLY, S. 115, 154; Taf. 33, Fig. 1–3.
 - 1989a *Acer trilobatum* A. BRAUN. — SPITZLBERGER, S. 379; Taf. 4, Fig. 31.
 - 1989a *Acer tricuspidatum* A. BRAUN. — SPITZLBERGER, S. 379; Taf. 4, Fig. 34.
 - 1989a *Sterculia tenuinervis* HEER. — SPITZLBERGER, S. 381; Taf. 5, Fig. 46.
 - 1989 *Acer tricuspidatum*. — EBERHARD, S. 472.
 - v 1990 *Acer tricuspidatum* BRONN. — SCHWEIGERT, S. 278; Taf. 1, Fig. a.
- Material: 2 Blattreste, SMNS Inv.-Nr. P 104a; 7 Reste von Flügelfrüchten, SMNS Inv.-Nr. P 104b.

Beschreibung. — *Acer*-Reste fanden sich lediglich auf einem Handstück und dessen Gegendruck. Die Früchte ähneln in ihrem Habitus der rezenten Art *Acer pseudoplatanus* L., für die sie früher auch gehalten wurden, da O. HEER irrtümlich eine Herkunft des Belegstücks aus dem pleistozänen Bad Cannstatter Travertin angenommen hatte (siehe auch unter *Dombeyopsis lobata*!). Die beiden Blattfragmente weisen zufällig ganz unterschiedliche Morphologien auf. Eines hat einen breiten Mittellappen und sehr kurze Seitenlappen; es entspricht ungefähr dem bei HANTKE (1965) auf Taf. 8, Fig. 3 abgebildeten Blatt aus Öhningen. Das andere Fragment ist tief eingeschnitten mit einem langen Seitenlappen (vgl. HANTKE 1965, Taf. 10, Fig. 2). Die Blattränder sind jeweils nur sehr weitständig gezähnt.

Bemerkungen. — Aus dem Zusammenvorkommen von Blättern und Früchten ist auf die artliche Zusammengehörigkeit zu schließen. Die Anreicherung würde bei rein statistischer Betrachtung leicht zu Fehlschlüssen über die Häufigkeit der Gattung im Gesamtbild der Flora führen.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Randecker Maar (?), Würtingen (Schwäb. Alb), Oberpfalz (Wackersdorf, Ponholz), Niederbayern (Goldern bei Landshut); Mittelmiozän von Öhningen, Steinheim am Albuch (unpubl., extrem selten), Adelegg (Rohrdorfer Kohletobel); Obermiozän von Aubenham bei Ampfing, Massenhäusen bei Freising.

Weitere Vorkommen (Auswahl): Oberoligozän von Rott (Siebengebirge); Untermiozän vom Vogelsberg (Bad Salzhausen), Niederschlesien (Seifhennersdorf), ČSFR (Břeštan); Mittel- bis Obermiozän der Lausitz (Hohenleipisch, Rauno), Italien (Gabbro), Slowakei (Pinciná), Griechenland (Kumi auf Euböa); Pliozän von Frankreich (Cantal).

Rhamnaceae

Paliurus thurmannii HEER 1859

Taf. 1, Fig. 11

- 1982a *Paliurus thurmanni* HEER. — GREGOR, S. 114; Taf. 7, Fig. 1–6. — [Synonymie]
- Material: 1 Abdruck, SMNS Inv.-Nr. P 1642/1.

Beschreibung. — Vom Westhang des Talsbergs stammt der einzige Abdruck dieser geflügelten Kapsel Frucht. Die radiale Nervatur des Involukrums ist nur

schlecht zu erkennen. Der Abdruck entspricht in Größe und Umriß gut Abbildungen dieser Art.

Bemerkungen. — Wahrscheinlich gehören zu den Früchten Blätter, die als *Paliurus tiliaefolius* (UNGER) BŮŽEK bezeichnet werden. HEER (1859: 76, Taf. 122, Fig. 28a) brachte allerdings eine andere Blattform mit den Früchten in Verbindung. Die von GREGOR (1982a: 77) als zu *Paliurus thurmannii* gehörig betrachteten Reste aus dem Randecker Maar (RÜFFLE 1963, Taf. 3, Fig. 3; Taf. 19, Fig. 6) wurden von ihm später (1986: 9) korrekterweise zu *Pteleaecarpum europaeum* (BRONN) BŮŽEK & KNOBLOCH gestellt. *Paliurus thurmannii* kommt in den Ablagerungen des Randecker Maares jedoch gleichfalls vor, ebenso die Blattform *P. tiliaefolius* (Material des Staatl. Museums für Naturkunde Stuttgart). In Engelswies konnten keine Blattreste von der letzteren Form gefunden werden.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Günzburg-Reisensburg, Randecker Maar (unpubl.), Oberpfalz (Wackersdorf); Mittelmiozän von Öhningen; Obermiozän von Bayern (Massenhausen, Achldorf).

Weitere Vorkommen: Untermiozän von Nordböhmen (Břeštany, Čermníky); Mittelmiozän der Schweiz (Le Locle).

Buxaceae

Buxus sp.

Taf. 4, Fig. 3

?1969 *Buxus pliocenica* SAPORTA & MARION 1976. — KNOBLOCH, S. 122; Taf. 53, Fig. 5; Abb. 264–267. — [Synonymie]

Material: 1 Beleg, SMNS Inv.-Nr. P 1626/1.

Beschreibung. — Der Gattung *Buxus* zugerechnet wird der bereits primär fragmentarische Rest eines kleinen, ganzrandigen Blättchens. Der Blattrand war etwas verstärkt und umgebogen, die Spitze eingebuchtet (emarginat). Die Sekundärnervatur tritt kaum in Erscheinung, doch kann man bei starkem Streiflicht erkennen, daß diese dicht und parallel verläuft. Das Fragment macht einen derb-ledrigen Eindruck. Es war offensichtlich eingetrocknet und zerbrochen worden.

Bemerkungen. — Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß es sich bei diesem Rest auch um die vorwiegend im Oligozän und Untermiozän verbreitete, relativ großblättrige Art *Buxus egeriana* KVAČEK, BŮŽEK & HOLÝ handeln könnte, doch kann über die Länge des Blatts keine Aussage gemacht werden. Rezentvergleiche mit Blättern von *Buxus sempervirens* L. zeigen auch, daß die Blätter morphologisch hinsichtlich Länge und Breite sehr stark variieren können.

Vorkommen in Süddeutschland: vermutlich Untermiozän von Engelswies; Mittelmiozän von Steinheim am Albuch (unpubl.).

Weitere Vorkommen: Mittel- bis Obermiozän der ČSFR (Moravska Nova Ves), Österreich (Türkenschanze bei Wien), Frankreich.

Salicaceae

Salix sp.

(ohne Abb.)

?1908 *Salix* sp. — ENGEL, S. 554. — [Engelswies]

?1924 *Salix* sp. — KLÄHN, S. 341. — [Engelswies]

Material: 4 Belege, SMNS Inv.-Nr. P 759/1, P 1617/1–3.

Beschreibung. — Die wenigen Blattreste, die sich auf *Salix* beziehen lassen, sind schlecht erhalten und zur Abbildung ungeeignet. Die vorliegenden Belegstücke

gehören mit Sicherheit nicht alle zur selben Art. Bei den fragmentarischen Neufunden (P 1617/1–3) erinnert der Nervaturtyp an Weidengewächse wie *Salix purpurea* oder *S. alba*, wobei jedoch der Blattrand gerade ist. Der älteste Beleg (P 759/1) stammt aus einem stark umkristallisierten Handstück. Von diesem lanzettlichen, 10 cm langen Blatt zeichnet sich von der Nervatur nur die sehr kräftige Mittelrippe ab, die sich an der Blattbasis stark verbreitert. Diese verbreiterte Mittelrippe läßt auch an ein *Engelhardia*-Blatt denken, doch sind diese wesentlich kleiner, asymmetrisch und gezähnt. Hier ist der Blattrand hingegen gerade und etwas nach unten umgebogen. Es ist nicht auszuschließen, daß die Blätter der in Engelswies nicht seltenen Rutacee *Zanthoxylum schillii* n. sp. früher für Weidenblätter gehalten worden sind.

(?)Sterculiaceae

Dombeyopsis lobata UNGER 1850

Taf. 5, Fig. 1

- v 1865 *Populus Fraasii*. — HEER, S. 535. — [Engelswies, nomen nudum]
 - v 1927 *Populus alba* L. — BERTSCH, S. 645. — [Engelswies]
 - v 1963 *Alangium tiliaefolium* (A. BR.) KRYSH. — RÜFFLE, S. 248; Taf. 14, Fig. 15.
1969 *Firmiana lobata* (UNGER 1850) comb. nov. — KNOBLOCH, S. 111; Abb. 247–249; Taf. 57, Fig. 3–4; Taf. 62, Fig. 4–5; Taf. 75, Fig. 3. — [Synonymie]
 - 1976 *Dombeyopsis lobata* UNGER 1850. — KNOBLOCH & KVAČEK, S. 60; Abb. 25; Taf. 13, Fig. 6; Taf. 31, Fig. 9.
 - v 1983 *Populus fraasi*. — GREGOR & VODIČKOVÁ, S. 4. — [Engelswies]
- Material: etwa 12 Belege, SMNS Inv.-Nr. P 104, P 1616/1–3; GPIT Inv.-Nr. 13403, 1715/2–7; 1 Beleg Slg. ENGEL, Göppingen-Jebenhausen.

Beschreibung. — Das vollständigste Belegstück ist ohne den fehlenden Blattstiel fast 14 cm lang und 13 cm breit. Wegen ihrer Größe sind die Blätter fast nie in vollständigen Exemplaren zu gewinnen. Sie sind in einen breiten Mittellappen und zwei davon oft nur undeutlich abgesetzte Seitenlappen gegliedert. Abgesehen von dieser Gliederung sind die Blätter im Gegensatz zur ähnlichen Art *Byttneriophyllum tiliaefolium* (A. BR.) KNOBLOCH & KVAČEK symmetrisch gestaltet. Der Blattrand ist leicht gewellt, sonst aber ganzrandig. Die Details der Nervatur und des Blattrandes stimmen völlig mit der zu den Sterculiaceen gerechneten Art *Dombeyopsis lobata* UNGER überein (vgl. KNOBLOCH & KVAČEK 1986, Abb. 25). Besonders charakteristisch ist die reißverschlußartige Felderteilung der Tertiärnerven, die es beim Engelswieser Material erlaubt, selbst kleine Fragmente mit dieser Art zu identifizieren. Die ungewöhnliche Größe teilen die Engelswieser Funde mit solchen vom Fundort Ponholz (Oberpfalz).

Beziehungen. — Blattanatomische Untersuchungen (KNOBLOCH & KVAČEK 1976: 61) ergaben den Nachweis von Büschelhaaren, wodurch die Zuordnung zu den Sterculiaceen gestützt wird. Es könnte sich aber auch um einen Vertreter der Bombacaceen oder andere Malvales handeln.

Bemerkungen. — Eine oberflächliche Ähnlichkeit mit Pappelblättern führte zu einer folgenreichen Fehlbestimmung HEERS. Er wählte die fraglichen Stücke (SMNS Inv.-Nr. P 104a + b) als aus dem pleistozänen Bad Cannstatter Travertin stammend und hielt sie für eine ausgestorbene Pappelart. K. BERTSCH erkannte die Herkunft des vollständigeren Stücks aus dem Tertiär, hielt aber den unvollständigen Gegenstand weiterhin als von Bad Cannstatt stammend und identifizierte ihn mit der rezenten Silberpappel. Erst H.-J. GREGOR erkannte die Zusammengehörigkeit der beiden Stücke und ihre Herkunft aus Engelswies.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Illerkirchberg (unpubl.), Randecker Maar, Oberpfalz (Ponholz).

Weitere Vorkommen: Oberoligozän (?) – Untermiozän von Westböhmen (Kundratice); Untermiozän vom Vogelsberg (Bad Salzhausen), Lausitz (Klettwitz), Ungarn; Obermiozän der ČSFR (Moravska Nova Ves); Pliozän von Frankreich (Cantal).

Symplocaceae

Symplocos cf. *hallensis* BARTHEL, KVAČEK & RÜFFLE 1966

Taf. 2, Fig. 7

cf. 1966 *Symplocos hallensis* n. sp. – BARTHEL, KVAČEK & RÜFFLE, S. 354; Taf. 1, Fig. 1–9.

Material: 1 Beleg, SMNS Inv.-Nr. P 1646/1.

Beschreibung. – Es handelt sich um ein etwa 6 cm langes und im unteren Spreitendrittel bis 2,7 cm breites, doppelt gezähntes Blatt. Der dünne, vollständig erhaltene Blattstiel ist 1,4 cm lang. Auf der rechten Spreitenhälfte sind 3 lappige Seitenzähne mit einzelnen weitständigen zusätzlichen Zähnen auszumachen. Die linke Spreitenhälfte ist nur im basalen Abschnitt bis zum Blattrand erhalten. Die Sekundärnerven laufen direkt in die Randzähne. Die Tertiärnervatur ist kaum abgeprägt, doch ist im Streiflicht erkennbar, daß die Tertiärnerven am basalen Blattrand Schlingen bilden.

Beziehungen. – Die Nervaturdetails schließen aus, daß es sich hier um ein anomal gestaltetes Blatt von *Acer tricuspidatum* BRONN handelt. Auch *Crataegus*- oder *Ribes*-Blätter kommen nicht in Frage. Blattmorphologisch ähnliche Formen treten bei der Gattung *Nyssa* auf, wie etwa bei den von HANTKE (1965, Taf. 2, Fig. 1–2) zu *Nyssa* gestellten Blättern aus Öhningen. Dort sind jedoch die Blattränder nur einfach gezähnt, und die stark aufgabelnden Sekundärnerven haben einen deutlich pendelnden Verlauf. Gute Übereinstimmung besteht mit dem bei BARTHEL, KVAČEK & RÜFFLE (1966, Taf. 1, Fig. 9) abgebildeten Symplocaceen-Blatt. Der Engelswieser Beleg dürfte der eozänen Art sicher nahestehen, doch ist eine artliche Identität nicht nachweisbar. Die Form kann wohl als altertümliches, klimatisch anspruchsvolles Element in der Engelswieser Flora gelten. Keine Beziehungen sind zur ganzrandigen *Symplocos* („*Myrsinophyllum*“) *randeckense* RÜFFLE (1963) 1966 aus dem Untermiozän des Randecker Maars zu erkennen.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weiteres Vorkommen: Mitteleozän des Geiselts bei Halle.

Aquifoliaceae

Ilex sp.

Taf. 4, Fig. 4

cf. 1948 *Ilex parschlugiana* UNGER. – WEYLAND, S. 136; Taf. 22, Fig. 6.

Material: 1 Fragment, SMNS Inv.-Nr. P 1614/1.

Beschreibung. – Beim Belegstück handelt es sich um den vorderen Teil einer mutmaßlich obovaten Blattspreite mit recht unregelmäßig verteilten randlichen Dornen. Die Sekundärnerven, die sich nur bei starkem Streiflicht verfolgen lassen, zweigen unter einem Winkel von etwa 60 Grad von der Mittelrippe ab. Sie erreichen aber nicht den Blattrand, sondern vereinigen sich miteinander unter Schlingenbildung. Randlich abzweigende Tertiärnerven laufen in die abstehenden Dornen am Blattrand. Durch diesen Nervaturtyp läßt sich der Blattrest der Gattung *Ilex* zuordnen.

Beziehungen. — Bei morphologisch ähnlichen Blättern der Gattung *Quercus* (z. B. *Qu. mediterranea* UNGER) laufen die Sekundärnerven stets direkt in die Randdornen. Bei *Rhamnus gaudinii* HEER verbinden sich die Sekundärnerven viel dichter am Rand, und die Bedornung ist dichter und regelmäßiger. Auch Berberidaceen (*Berberis*, *Mahonia*) unterscheiden sich durch diesen geringeren Abstand, unregelmäßigeren Verlauf der Sekundärnerven sowie durch streng nach vorn gerichtete Blattdornen. Da von vorliegendem Fragment die Basis fehlt, läßt sich die Identität mit *Ilex parschlugiana* UNGER natürlich nicht beweisen. Andere bekannte jungtertiäre *Ilex*-Arten kommen für einen Vergleich allerdings nicht in Frage.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weiteres Vorkommen (?): Oberoligozän von Rott (Siebengebirge).

Oleaceae

Fraxinus ungeri (GAUDIN 1859) KNOBLOCH & KVAČEK 1976

Taf. 5, Fig. 4

1976 *Fraxinus ungeri* (GAUDIN in GAUDIN et STROZZI 1859) comb. n. — KNOBLOCH & KVAČEK, S. 63; Taf. 7, Fig. 7; Taf. 13, Fig. 2, 5; Taf. 14, Fig. 13; Taf. 28, Fig. 1–3, 5–6, 8; Taf. 29, Fig. 4, 7–9; Taf. 31, Fig. 14. — [Umfangreiche Synonymie]

Material: 2 Belege; SMNS Inv.-Nr. P 1645/1; SHGS (o. Nr.).

Beschreibung. — Zwei isolierte Teilblätter lassen aufgrund ihres schlingenläufigen Sekundärnerventyps zunächst an Juglandaceen denken. Die Tertiärnervatur erweist sich aber als identisch mit der von KNOBLOCH & KVAČEK (1976: 63) zu *Fraxinus* gestellten Art. Das vollständigere, nicht abgebildete Stück besitzt eine gerundete Basis, wie aus den basal zurückgebogenen Sekundärnerven zu schließen ist. Der Blattrand ist bei diesem Stück nicht erhalten; er ist hingegen am fragmentarischen zweiten Stück erkennbar und weist verhältnismäßig weitständige Zähne auf. Die Tertiärnerven laufen in die Zahnbuchten. Das Fragment ist in mehrere Richtungen umgebogen, was auf einen eher zarten Charakter der Blattspreite hindeutet.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Oberpfalz (Wackersdorf).

Weitere Vorkommen: Untermiozän vom Eichelskopf bei Homberg/Hessen, ČSFR (Bilina, Čermnýky); Obermiozän der Ukraine (Ilnica); Pliozän von Frankreich (Cantal).

(?)Apocynaceae

Apocynophyllum helveticum HEER 1859

(ohne Abb.)

1950 *Apocynophyllum helveticum* HEER. — KRÄUSEL & WEYLAND, S. 75; Abb. 31; Taf. 19, Fig. 3. — [Synonymie]

1978 *Apocynophyllum helveticum* HEER. — MAI & WALTHER, S. 128; Taf. 4, Fig. 1–5; Taf. 46, Fig. 7–13. — [Synonymie]

Material: 1 Beleg, GPIT Inv.-Nr. 1715/1.

Beschreibung. — Ein ganzrandiges, lanzettliches Blatt von etwa 6,5 cm Länge und maximal 1,8 cm Breite aus QUENSTEDTS Sammlung in Tübingen läßt wegen starker Sammelkristallisation nur wenige Einzelheiten erkennen. Die Blattbasis ist keilförmig ausgebildet. Die Mittelrippe ist kräftig abgeprägt. Von ihr zweigen die nur im Streiflicht erkennbaren Sekundärnerven sehr dicht in einem rechten Winkel ab. Trotz der schlechten Erhaltung ist die Zuordnung zu *Apocynophyllum helveticum* ohne weiteres möglich.

Beziehungen. — Die aus dem Randecker Maar beschriebene *Plumiera neriifolia* WESS. & WEB. (RÜFFLE 1963: 259; Taf. 15, Fig. 1) hat wesentlich weiterständige Sekundärnerven; die Belege dazu sind im übrigen identisch mit *Asclepiophyllum podalyrii* (UNGER) BERGER. Auch *Dicotylophyllum jungii* KNOBLOCH & KVAČEK (1976: 75) aus Wackersdorf läßt sich leicht durch den herzförmigen Blattgrund, eine weiterständige Nervatur sowie die weiter vom Blattrand entfernte Schlingenbildung unterscheiden.

Bemerkungen. — Die Zugehörigkeit von *Apocynophyllum helveticum* zu den Apocynaceen wird von KRÄUSEL & WEYLAND (1950) unterstrichen, von MAI & WALTHER (1978) jedoch wieder angezweifelt. Letztere halten eine Zugehörigkeit zur Gattung *Toddalia* (Rutaceae), die im Jungtertiär vielfach durch Samen nachgewiesen wurde (z. B. GREGOR 1982a: 106), für möglich. Der Beweis dafür dürfte schwerfallen, da die Gattung heute monospezifisch ist und damit ihr anatomisches Merkmalspektrum für Vergleiche mit tertiären Arten kaum ausreicht.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen: Untere Süßwassermolasse der Schweiz (Walkringen); Mitteloligozän von Sachsen (Haselbacher Serie); Untermiozän von Piemont.

Potamogetonaceae

Potamogeton sp.

Taf. 7, Fig. 4

?1859 *Glyptostrobos europaeus*. — HEER, S. 285. — [Engelswies]

?1881 *Glyptostrobos europaeus*. — QUENSTEDT, S. 31. — [Engelswies]

?1908 *Glyptostrobos europaeus* BRONGNIART. — ENGEL, S. 554. — [Engelswies]

?1924 *Glyptostrobos europaeus* BRONGN. — KLÄHN, S. 341. — [Engelswies]

Material: Durchsetzt manche Bänke massenhaft, in fast allen Handstücken mit Dikotylenblättern vorhanden.

Beschreibung. — Die pflanzenführenden Lagen des Engelswieser Süßwasserkalks werden von unzähligen Röhrchen rundlichen Querschnitts durchsetzt. Sie haben bis fast 3 mm Durchmesser und werden lagenweise von mosaikartig aneinanderstoßenden Kalkplättchen umhüllt. Möglicherweise ließen diese Kalkplättchen frühere Bearbeiter an die schuppenblättrigen Zweige von *Glyptostrobos* denken (s. o.). Die Röhrchen sind aber unregelmäßig gekrümmt und deuten auf biegsame Stengel. Verfolgt man die Röhrchen genauer, erkennt man, daß sie gelegentlich durch Nodien unterteilt sind, an denen sie verzweigt sein können. Dieser Baustil läßt darauf schließen, daß es sich um Laichkraut-Stengel handelt. Damit ist auch das massenhafte Auftreten gut erklärbar. Offenbar sind nur die submersen Pflanzenteile überliefert, während die an der Wasseroberfläche schwimmenden Blätter überhaupt nicht nachweisbar sind. Die Verkalkung erfaßte also die untergetauchten Teile lebender Pflanzen. Gelegentlich findet man in der Nähe der Röhren Querschnitte, die auf sehr schmale flutende Blätter zurückgeführt werden könnten. Es fällt auf, daß allein die Lagen der *Potamogeton*-Fazies frei von detritischem Algenkalk-Zerreißel sind, was auf deren Entstehung in wenig durchströmten Stillwasserbereichen hindeutet.

Vorkommen: Wegen der besonderen Erhaltungsform sind die *Potamogeton*-Reste von Engelswies mit solchen anderer Lokalitäten nicht vergleichbar.

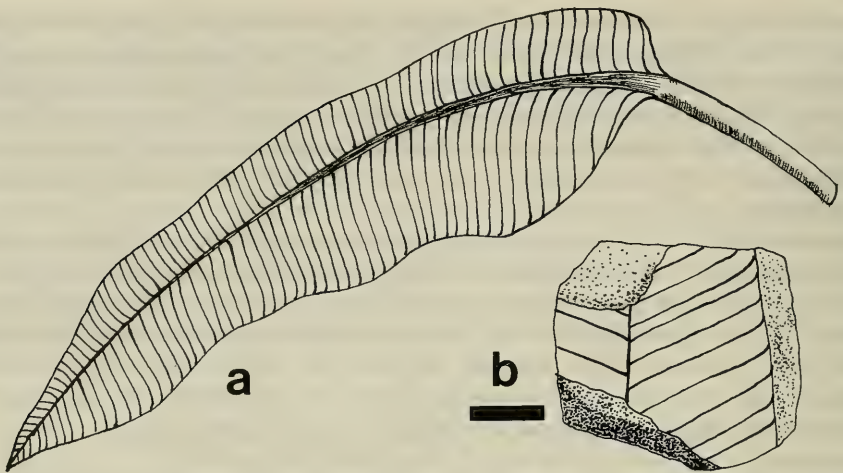


Abb. 3. *Heliconia europaea* n. sp., Untermiozän von Engelswies. a = Rekonstruktion eines vollständigen Blatts. b = Skizze des Paratypes (SMNS Inv.-Nr. P 1623/2). — Maßstab 1 cm.

Heliconiaceae

Heliconia europaea n. sp.

Taf. 7, Fig. 1; Abb. 3

Holotypus: Taf. 7, Fig. 1, Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart, Inv.-Nr. P 1623/1.

Paratypus: Orig. zu Abb. 3b, SMNS Inv.-Nr. P 1623/2.

Stratum typicum: Untermiozäner Süßwasserkalk (Karpantium, MN 5).

Locus typicus: Talsberg bei Engelswies, Blatt 7920 Leibertingen.

Derivatio nominis: europaea = europäisch, aus Europa stammend, nach dem ersten Nachweis der Gattung aus Europa.

Diagnose. — Art der Gattung *Heliconia* L. mit breit-bandförmigen, ganzrandigen, dicken, fleischigen Blättern von etwa 25–35 cm Länge. Von der unterseits dickfleischigen Mittelrippe zweigen beidseitig in einem rechten Winkel parallele, ungeteilte Sekundärnerven ab, die gegen den Blattrand zu etwas nach vorn gebogen sind. Sie haben einen Abstand von 1,5 bis 3 mm voneinander. Nahe der Blattspitze sind die Sekundärnerven nach vorn geneigt. Der Blattrand ist etwas nach unten umgebogen und durch einen randläufigen Nerv verstärkt. Nahe dem Blattrand zeichnet sich eine parallel zu diesem verlaufende, feine Streifung oder Runzelung ab.

Beschreibung. — Beim Holotypus handelt es sich um ein 7 cm langes und maximal 6 cm breites Fragment des mittleren Abschnitts einer Blattunterseite mit der oben beschriebenen Merkmalskombination. Die fleischige Beschaffenheit des Blatts äußert sich in Wölbungen und Eindellungen der Blattspreite. Das zweite Fragment (Abb. 3b) stammt vom Abdruck einer Blattoberseite; die Mittelrippe zeichnet sich nur ganz dünn ab. Der Winkel der Sekundärnerven zur Mittelrippe beträgt etwa 60 Grad, wobei die Blattränder bereits leicht konvergieren. Ein Rezentvergleich mit der Art *Heliconia rostrata* (Botanischer Garten der Wilhelma, Stuttgart) ergab eine so verblüffende Übereinstimmung in allen oben beschriebenen Details, daß an der Zugehörigkeit unserer fossilen Belege zur Gattung *Heliconia* kein Zweifel besteht.

Beziehungen. — Die beschriebene Merkmalskombination mit rechtwinklig von der Mittelrippe abzweigender Parallelnervatur war bisher von keiner europäischen

jungtertiären Pflanze bekannt. Die regelmäßige Nervatur in Verbindung mit einem geraden Blattrand und diesen verstärkenden Nerv schließt aus, daß es sich um eine Farnpflanze handelt. Stattdessen sind verbreiterte Blattspreiten mit paralleler Nervatur charakteristisch für bestimmte Monokotylen aus der Gruppe der Ingwergewächse i. w. S. (Zingiberales). Eine ganze Reihe von Blättern aus dem Tertiär wird den Zingiberales zugeordnet. HEER (1859: 172; Taf. 148, Fig. 13–15) beschreibt aus der Unteren Süßwassermolasse von Rossberg (Kt. Schwyz) die Art *Zingiberites multinervis*. Die Sekundärnerven sind aber nach vorn gerichtet, und zwischen ihnen ist noch eine parallelnervige Tertiärnervatur entwickelt. Durch die Untersuchungen von KOCH & FRIEDRICH (1971) konnte die im Tertiär weitverbreitete Frucht *Spirematospermum wetzleri* (HEER) CHANDLER als Zingiberaceae identifiziert werden. Zusammen mit diesen Früchten kommen oft auch bandförmige Blattreste vor, die als *Zingiberoideophyllum liblarensense* KR. & WEYL. bezeichnet werden. Hier zweigen die sehr engstehenden Sekundärnerven unter extrem spitzem Winkel vom Hauptnerv ab und laufen diesem parallel. Auch die als *Musophyllum bohemicum* UNGER bezeichneten Blätter (z. B. GIVULESCU & RÜFFLE 1971) haben mit vorliegender Form keinerlei Ähnlichkeit. Statt dessen entspricht Form und Nervatur Blättern, wie sie nur innerhalb der Verwandtschaft der Bananengewächse (Musaceae und Heliconiaceae) auftreten. Während Musaceen wesentlich größere Blätter aufweisen, kommen in der Gattung *Heliconia* auch relativ kleine Blätter ab 25 cm Länge vor (DAHLGREN et al. 1985: 356).

Bemerkungen. — Die fest mit der Pflanze verbundenen immergrünen Blätter bedingen ein extrem geringes Fossilisationspotential, das allerdings im Engelswieser Süßwasserkalk ausnahmsweise gegeben war, wie die gleichfalls erhaltenen Palmenblätter bestätigen (s. u.). Über die Bedeutung des Nachweises einer Art der Gattung *Heliconia* in Engelswies wird in Kapitel 5 berichtet.

Zingiberaceae

Zingiberoideophyllum liblarensense KRÄUSEL & WEYLAND 1954

(ohne Abb.)

1976 *Zingiberoideophyllum liblarensense* KRÄUSEL et WEYLAND 1954. — KNOBLOCH & KVAČEK, S. 88; Taf. 13, Fig. 8; Taf. 14, Fig. 5; Taf. 31, Fig. 1.

Material: 1 Handstück mit 2 Blättern, HZGS (o. Nr.).

Beschreibung. — Die beiden auf einem Handstück vorliegenden monokotylen Blattreste gehören sicherlich zu derselben Pflanze. Es sind jeweils die Blattoberseiten erhalten. Die Blätter sind bis maximal 3,6 cm breit und etwas gewinkelt. Die Mittelrippe tritt nicht hervor. Die Oberseitennervatur ist fast nicht erkennbar. An einer Stelle ist der vom Blatt hinterlassene Hohlraum sedimenterfüllt und zeigt dort die Oberfläche der Blattunterseite. Hier tritt eine dichte, in sehr spitzem Winkel zur Mitte verlaufende Parallelnervatur auf. Die Blätter hatten ursprünglich einen fleischigen Charakter und waren etwa 1 mm dick. Die in Braunkohlensedimenten erhaltenen Blattreste anderer Fundorte lassen den räumlichen Bau nirgends erkennen.

Bemerkungen. — Schon lange wurde vermutet, daß diese Blätter zu dem Ingwergewächs gehören, welches die als *Spirematospermum wetzleri* (HEER) CHANDLER bezeichneten Früchte hinterlassen hat. Nachdem KOCH & FRIEDRICH (1971) diese Früchte mit solchen der rezenten ostasiatischen, systematisch isoliert stehenden Zingiberaceae *Cenolophon oxymitrum* (SCHUHM.) HOLTUM verglichen haben, über-

rascht die Ähnlichkeit unserer Blätter mit denen dieser Art nicht (FRIEDRICH 1991, Abb. 1).

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Oberpfalz (Ponholz, Wackersdorf).

Weitere Vorkommen: Untermiozän des Rheinlands (Liblar bei Köln); Unter- bis Obermiozän der ČSFR (Duchcov, Nordböhmen; Postorná, Südmähren).

Arecaceae

Calamus noszkyi JABLONSKY 1914

Taf. 6, Fig. 2–3

1973 *Calamus noszkyi* JABLONSKY. — NEMĚJC & KNOBLOCH, S. 721; Taf. 9, Fig. 3 u. 6.

1985 *Calamus noszkyi* JABLONSKY. — HABLY, S. 120, 158; Taf. 35, Fig. 3; Taf. 36, Fig. 3, 5; Taf. 37, Fig. 1. — [Synonymie]

Material: 3 Handstücke, SMNS Inv.-Nr. P 1618/1–3.

Beschreibung. — Mehrere schmale, parallelnervige Monokotylenblätter fielen durch ihre halbkreisartig umgebogenen Blattspreiten auf. Die Nervatur ist wegen starker Sammelkristallisation nur in ihrem Längsverlauf zu verfolgen. Ein Mittelnerv tritt nicht besonders hervor, dagegen ist ein seitlich der Blattmitte verlaufender Nerv verstärkt. Da eine aus Ungarn und der ČSFR beschriebene Palmenart, *Calamus noszkyi*, Wedel mit solchermaßen gestalteten Fiederblättern besitzt, drängte sich der Verdacht auf, hier könnte es sich um Palmenreste handeln. Dies ist auch tatsächlich der Fall, weist doch der Blattrand in recht großem Abstand voneinander entwickelte, deutliche Dornen auf. Sie sind nach vorn gerichtet und teilweise über 3 mm lang. Die Reste zeigen damit völlige Übereinstimmung mit der Art *Calamus noszkyi*.

Bemerkungen. — Fiederpalmen-Blattreste wurden vor kurzem auch aus ungefähr gleichaltrigen Schichten von Goldern bei Landshut nachgewiesen (SPITZLBERGER 1989a, 1989b). Für sie wurde die neue Art *Phoenicites jungii* SPITZLBERGER aufgestellt, die sich von unseren Resten durch den winkligen Blattquerschnitt und das Fehlen von Dornen unterscheidet. Andere Reste sogenannter „lepidocaryoider“ Palmen, vor allem bestachelte Sproßteile (*Spinophyllum* [= ?*Calamus*] *daemonorops* [UNGER] HUARD) kennt man aus miozänen Ablagerungen der süddeutschen Molasse und ihrer Äquivalente bisher nur aus Rittsteig bei Passau (GREGOR 1982a: 131) und Ponholz (Oberpfalz, GREGOR 1989: 24).

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen: Ottomány von Ungarn (Ipolytarnóc) und der ČSFR (Lipovany).

Chamaerops helvetica HEER 1855

Taf. 6, Fig. 1

*1855 *Chamaerops helvetica*. — HEER, S. 86; Taf. 31–32.

1908 *Chamaerops helvetica* HEER. — ENGEL, S. 554. — [Engelswies]

v 1910 *Chamaerops helvetica* HEER. — FRAAS, S. 205; Taf. 60, Fig. 3. — [Engelswies]

1924 *Chamaerops helvetica* HEER. — KLÄHN, S. 341. — [Engelswies]

v 1924 *Chamaerops helvetica* HEER. — BERCKHEMER, S. 72; Taf. 8, Fig. 106. — [Engelswies]

v 1982a *Chamaerops helvetica* (?). — GREGOR, S. 221. — (Engelswies)

1985 *Chamaerops helvetica* HEER. — BUTZMANN, S. 19; Taf. 3, Fig. 2–3; Taf. 4. — [Engelswies]

Material: 3 Belege; SMNS Inv.-Nr. P 813, 22345 (Druck und Gegendruck); SBK (Rosgarten-Museum Konstanz), o. Nr.; 1 Beleg in Privatsammlung J. MEHL, Erlangen.

Beschreibung. — Eine Besonderheit im Engelswieser Süßwasserkalk ist das Vorkommen der Fächerpalme *Chamaerops helvetica* HEER. Die Zugehörigkeit der Belege, von denen nur ein Exemplar die Basis der Blattspreite erkennen läßt, zu dieser Art ist unzweifelhaft. Die Blattspreite besteht aus radial angeordneten, miteinander verwachsenen Blättfiedern, die jeweils einen gewinkelten Querschnitt aufweisen. Der gerundete Ansatz der Spreite am Blattstiel ist identisch mit HEERS Beschreibung der Art.

Beziehungen. — Wahrscheinlich bestehen enge verwandtschaftliche Beziehungen zur rezenten Zwergpalme, *Chamaerops humilis* L., die im westlichen Mittelerrangebiet auftritt, aber auch in der Ägäis, wo sie fossil in Sedimenten miozänen und holozänen Alters gefunden wurde, heute noch wild vorkommen soll (FRIEDRICH & VELITZELOS 1986; VELITZELOS 1991).

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen: Untere Süßwassermolasse der Schweiz.

Typhaceae
Sparganium sp.
Taf. 7, Fig. 2

1985 Monokotyle Blattreste (Palmae, *Cladium*?). — BUTZMANN, S. 20; Taf. 3, Fig. 1. — [Tengen]

Material: 2 Belege, SMNS Inv.-Nr. P 1621/1–2.

Beschreibung. — Zwei parallelernervige Blattreste aus einer Schilf-Fazies haben einen stark gewinkelten Querschnitt. Die Blattränder und die Mittelrippe sind unbezährt, womit sonst eventuell morphologisch ähnlich gestaltete Blätter von *Cladium* ausgeschlossen werden können. Rezente und jungpleistozäne Vergleiche gestatten eine recht sichere Zuordnung zu einem Igelkolben-Gewächs. Tertiäre Arten der Gattung *Sparganium* sind meist nur durch Früchte nachgewiesen.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies; Mittelmiozän vom Wannenberg bei Tengen/Hegau.

Weitere Vorkommen: nicht bekannt.

Poaceae
Arundo goeppertii HEER 1855
Taf. 7, Fig. 3

*1855 *Arundo* (*Donax*) *Goeppertii*. — HEER, S. 62, Taf. 22, Fig. 3a; Taf. 23, Fig. 3–5.

Material: 1 Beleg, SMNS Inv.-Nr. P 1620/1.

Beschreibung. — In detritischen Kalken unter einer *Potamogeton*-Lage des alten Steinbruchs fand sich eine zerbrochene Algenkruste, die den Abdruck eines parallelernervigen Blatts wiedergibt. Die Nerven sind alle annähernd gleich stark entwickelt. Gute Übereinstimmung besteht mit den von HEER (1855) zu dieser Art gestellten Blattresten, von denen in Öhningen auch Rhizomteile vorkamen.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies, Mittelmiozän von Öhningen.

Weitere Vorkommen: Untere Süßwassermolasse und Obere Meeresmolasse der Schweiz.

Phragmites oeningensis HEER 1855

Taf. 7, Fig. 5

*1855 *Phragmites oeningensis* A. BRAUN. — HEER, S. 64; Taf. 22, Fig. 5; Taf. 24; Taf. 27, Fig. 2b; Taf. 29, Fig. 3c.

1989a *Phragmites oeningensis* A. BRAUN in HEER. — SPITZLBERGER, Taf. 9, Fig. 60.

v 1990 Monokotylen-Blätter. — SCHWEIGERT, S. 278.

Material: 2 Belege, SMNS Inv.-Nr. P 1619/1–2.

Beschreibung. — Neben zahlreichen nicht sicher ansprechbaren Monokotylen-Blattresten kann ein etwa 2,4 cm breites Blattfragment mit der HEERSchen Art identifiziert werden. Das Blatt ist parallelnervig, wobei zwischen verstärkten Nerven eine unregelmäßige Anzahl (5–11) schwächerer verläuft, ganz wie es auch bei der rezenten Art *Phragmites australis* der Fall ist. Der Mittelnerv tritt nicht in Erscheinung.

Bemerkungen. — Das Blatt stammt ebenso wie ein zweites Belegstück aus einer anstehenden Lage von der Ostwand des alten Steinbruchs SCHERER. Dort war der Übergang von einer *Potamogeton*-Fazies (mit *Daphnogene polymorpha* und der Krabbe *Potamon speciosus*) zu einer Schilf-Fazies aufgeschlossen. In diesem inzwischen heruntergestürzten Bereich fanden sich viele Hohlräume von Treibholz. Inwieweit in der mit der Laichkraut-Fazies sich verzahnenden „Schilf“-Fazies auf der Nordseite des Talsbergs Reste von *Phragmites* enthalten sind, ist schwer zu beurteilen, da dort vor allem Stengelreste vorkommen.

Vorkommen in Süddeutschland: u. a. Untermiozän von Engelswies, Randecker Maar, Würtingen (Schwäb. Alb), Goldern (Niederbayern); Mittelmiozän von Öhningen, Steinheim am Albuch (unpubl.).

Weitere Vorkommen: Im Jungtertiär Mitteleuropas weitverbreitet.

Cyperaceae

Cladium sp.

Taf. 7, Fig. 6

Material: 1 Beleg, SMNS Inv.-Nr. P 1625/1.

Beschreibung. — Unter den häufigen, meist unbestimmbaren parallelnervigen, schilfartigen Monokotylen-Blättern fiel eines durch einen gekielten Mittelnerv auf. An einer Umbiegungsstelle ist zu erkennen, daß die Unterseite des Mittelnervs kräftig dornenartig gesägt war. Auch die Blattränder sind deutlich gesägt. Diese Merkmale treffen auch auf Pandanaceen (*Pandanus*, *Freycinetia*) zu, doch handelt es sich dort um dickfleischige Blätter. Ein Rezentvergleich ergibt weitgehende Übereinstimmung mit Blättern der Art *Cladium mariscus* L., einer heute in unserer Flora als Tertiärrelikt aufgefaßten Cyperacee.

Bemerkungen. — *Cladium* war im Jungtertiär offensichtlich recht weit verbreitet, es wurden aber immer nur die Fruktifikationen nachgewiesen (*Cladium oligovascularis*, *C. palaeomariscus*). Die Gattung ist bezeichnend für kalkreiche, flache Gewässer und deren Verlandungszonen.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen: nicht bekannt.

Iridaceae

Iris sp.

Taf. 7, Fig. 7

cf. 1855 *Iris obsoleta*. — HEER, S. 107; Taf. 46, Fig. 8.cf. 1856 *Iris prisca* WESS. et WEB. — WESSEL & WEBER, S. 129; Taf. 20, Fig. 7.

Material: 1 Beleg, SMNK Inv.-Nr. te-mi-211a.

Beschreibung. — Das Fragment einer lanzettlich zugespitzten Blattspreite mit paralleler Längsnervatur weist einen seitlich der Mitte verlaufenden, verstärkten Nerv auf. Das Blatt war offensichtlich fleischig und nicht gewinkelt. Der Abstand der parallelen Nerven zueinander bleibt ohne Rücksicht auf die vorn aufeinander zulaufenden Blattränder auffällig konstant. Diese Kombination gestattet eine Zuordnung zur Gattung *Iris*.

Beziehungen. — Die aus dem Oligozän von Rott beschriebene Schwertlilienart *Iris prisca* WESSEL & WEBER ist dem Engelswieser Beleg recht ähnlich. Ob jene Art mit HEERs *Iris obsoleta* identisch sein könnte, ist wegen der undeutlichen Abbildung letzterer nicht zu entscheiden. Die Art *Iris escherae* HEER (1855, Taf. 50, Fig. 3) aus Öhningen hat dagegen sehr schmale Blätter und ist von unserer Form verschieden.

Bemerkungen. — Das Belegstück aus der Sammlung von A. BRAUN von 1842 im Karlsruher Museum war als aus dem pleistozänen Bad Cannstatter Travertin stammend etikettiert. Die Herkunft aus Engelswies konnte durch die Laichkrautfazies und weitere Blattabdrücke erkannt werden.

Vorkommen in Süddeutschland: Untermiozän von Engelswies.

Weitere Vorkommen (?): Untere Süßwassermolasse der Schweiz (Hoher Rhonen); Oberoligozän von Rott (Siebengebirge).

3.4. Florenliste

Im folgenden sind die auftretenden Taxa zusammengestellt. In Klammern ist der prozentuale Anteil bestimmbarer Blätter und Fruktifikationen an der Gesamtflora angegeben. Der Bearbeitung lagen etwa 200 Belegexemplare zugrunde. Unbestimmbare Reste und die gesteinsbildend häufigen *Potamogeton*-Reste sind nicht berücksichtigt.

Pteridophyta		
Schizaeaceae	<i>Lygodium kaulfussii</i>	(1,5%)
Thelypteridaceae	<i>Pronephrium stiriacum</i>	(3,5%)
Pteridaceae	<i>Pteris pennaeformis</i>	(2,0%)
Gymnospermae		
Taxodiaceae	<i>Glyptostrobus europaea</i>	(4,0%)
Angiospermae		
Magnoliaceae	<i>Magnolia diana</i>	(1,5%)
	<i>Magnolia mirabilis</i>	(2,0%)
	<i>Magnoliaestrobis sigmaringensis</i>	(8,0%)
Lauraceae	<i>Daphnogene polymorpha</i>	(40,0%)
	<i>Daphnogene spectabilis</i>	(1,0%)
	<i>Persea speciosa</i>	(1,0%)
Hamamelidaceae	<i>Liquidambar europaea</i>	(0,5%)
Cercidiphyllaceae	<i>Cercidiphyllum helveticum</i>	(0,5%)
Betulaceae	<i>Alnus julianaeformis</i>	(1,5%)
Myricaceae	<i>Myrica</i> cf. <i>undulatisima</i>	(2,5%)
Juglandaceae	<i>Carya bartkoi</i>	(0,5%)
	<i>Pterocarya paradisiaca</i>	(1,0%)

Rutaceae	<i>Zanthoxylum schillii</i>	(3,5%)
Salicaceae	<i>Salix</i> sp.	(2,0%)
Aceraceae	<i>Acer tricuspidatum</i>	(4,5%)
Rhamnaceae	<i>Paliurus thurmannii</i>	(0,5%)
Buxaceae	<i>Buxus</i> sp.	(0,5%)
Sterculiaceae	<i>Dombeyopsis lobata</i>	(5,0%)
Symplocaceae	<i>Symplocos</i> cf. <i>hallensis</i>	(0,5%)
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i> sp.	(0,5%)
Oleaceae	<i>Fraxinus ungeri</i>	(1,0%)
Apocynaceae	<i>Apocynophyllum helveticum</i>	(0,5%)
Potamogetonaceae	<i>Potamogeton</i> sp.	(—)
Heliconiaceae	<i>Heliconia europaea</i>	(1,0%)
Zingiberaceae	<i>Zingiberoideophyllum liblarens</i>	(1,0%)
Arecaceae	<i>Calamus noszkyi</i>	(1,5%)
	<i>Chamaerops helvetica</i>	(1,5%)
Typhaceae	<i>Sparganium</i> sp.	(1,0%)
Poaceae	<i>Arundo goeppertii</i>	(0,5%)
	<i>Phragmites oeningensis</i>	(2,0%)
Cyperaceae	<i>Cladium</i> sp.	(0,5%)
Iridaceae	<i>Iris</i> sp.	(0,5%)

3.5. Palökologische Interpretation

Die von GREGOR (1982c) entwickelte Methode, anhand blattmorphologischer Klassifizierung nicht nur eine Flora in ihrem Gesamtbild, sondern auch in ihren individuellen Standortmerkmalen zu charakterisieren, stößt bei einem so kleinräumig gegliederten Vorkommen wie dem von Engelswies auf ihre Grenzen. Wenig überlieferte Florenbestandteile könnten durchaus eine wichtige Rolle gespielt haben. Es macht auch keinen Sinn, Pflanzen so unterschiedlicher Habitate wie Palmen und Seerosen oder ganzrandige Teilblätter von Fiedern („*Sapindus*“) und lauophylle Einzelblätter derselben Gruppe zuzuweisen. Angesichts der begrenzten Anzahl der Belege und der lokalen Anreicherungen soll bei der Engelswieser Flora eine rein statistische Interpretation und damit verbundene Anonymisierung der einzelnen Elemente unterbleiben.

Wie bereits ausgeführt, handelt es sich beim Ablagerungsraum des Engelswieser Süßwasserkalks um den Einmündungsbereich eines kleinen Karstgewässers in einen ausgesüßten Restsee, der aus einem schmalen Meeresarm innerhalb der „Graupensandrinne“ hervorgegangen ist. In diesem Mündungsbereich, der sich topographisch nur wenig über dem damaligen Meeresspiegel befand, wurde der Süßwasserkalk, unterstützt durch Cyanobakterien, abgeschieden. Hier war das Gewässer sehr flach und durch intensiven Pflanzenwuchs gekennzeichnet. In Stillwasserbereichen entwickelten sich ausgedehnte *Potamogeton*-Wiesen. Sie wurden in Ufernähe von einem Schilfröhricht (mit *Phragmites*, *Sparganium*, *Arundo* u. a.) abgelöst. Das Auftreten lokaler Anreicherungen bestimmter Arten und die reiche Überlieferung immergrüner Florenelemente lassen darauf schließen, daß die meisten Reste von Pflanzen stammen, die in der unmittelbaren Nachbarschaft des Einbettungsorts gewachsen sind.

Die sich normalerweise an eine Schilf-Fazies uferwärts anschließende Zone mit einer wechselnde Grundwasserstände tolerierenden Auenvegetation ist zwar vorhanden (z. B. *Salix*, *Alnus*, *Glyptostrobus* und *Liquidambar*), aber im Fundgut auffällig unterrepräsentiert. Eine Erklärung für diesen Umstand könnte darin bestehen,

daß diese Zone nur schwach ausgeprägt war, weil sich gleich daran der Hangbereich des nördlichen Ufers der Graupensandrinne anschloß. Der Talzug der Graupensandrinne war im Miozän zumindest auf der nördlichen Flanke steil eingetieft, wie man es heute noch bei Eggingen (SW Ulm), im Bereich um Zwiefalten (Emerberg) oder im Hegau (N Zimmerholz) am abrupten Auskeilen ihrer Sedimentfüllung erkennen kann. Man darf deswegen davon ausgehen, daß sich die Vegetation des Talhangs stellenweise bis unmittelbar ans Ufer des Restsees und seines Zuflusses erstreckte. Dieser nach Süden exponierte Hangwald war von laurophyllen Gewächsen dominiert (*Daphnogene*, *Persea*, *Magnolia*, *Myrica*), unter denen *Daphnogene polymorpha* eine beherrschende Rolle einnahm. Palmen der Gattung *Calamus* und *Lygodium* unter den Farnen bildeten ein dichtes Lianengestrüpp. Die anderen Farne sind dem Unterwuchs zuzuordnen und verdanken ihre Überlieferung wahrscheinlich ebenso wie die Blattreste von *Heliconia* und *Zingiberoideophyllum* der Ausspülung in Ufernähe gewachsener Pflanzen bei episodischen (oder saisonalen) Hochwasserständen.

Durch die Florenkomposition, biostratinomische Beobachtungen und das paläogeographische Umfeld läßt sich so der Standort der Engelswieser Flora recht gut charakterisieren. Darüber hinaus bietet sich auch die Möglichkeit einer klimatischen Deutung der Verhältnisse im Karpatium Süddeutschlands (siehe Kapitel 5).

4. Vergleich mit anderen Tertiärfloren

Für einen Vergleich der Engelswieser Flora müssen zunächst andere süddeutsche Florenfundpunkte herangezogen werden. Die wichtigsten Fundorte sind im systematischen Teil vorliegender Arbeit bereits genannt worden. Abgesehen von dem an die Wende Unter-/Mittelmiozän zu datierenden Randecker Maar (RÜFFLE 1963, HEIZMANN 1983, GREGOR 1986) und der nur recht wenige Blattreste umfassenden Flora von Würtingen bei Bad Urach (SCHWEIGERT 1990) mangelt es in Süddeutschland an Fundstellen untermiozäner Blattfloren. Auch aus der Adelegg sind nur wenige Reste bekannt (EBERHARD 1989). Blattfloren aus den Kirchberger Schichten sind zwar bekannt (GREGOR 1982a: 29), aber nicht bearbeitet und liegen auch in einer ungünstigen Erhaltung als fast strukturlose Umrisse in feinsandiger Matrix vor. Wichtiger sind hingegen der untermiozäne Fundort Mainz-Kastel (KRÄUSEL 1938) und die in ihrer untermiozänen Altersstellung von H.-J. GREGOR leider nicht erkannten und falsch eingestuften Fundstellen (s. u.) von Goldern bei Landshut (SPITZLBERGER 1989a, 1989b) und Ponholz in der Oberpfalz (KNOBLOCH & KVAČEK 1976, GREGOR 1989). Goldern wird neuerdings auch von GREGOR (in GREGOR et al. 1989: 302) ins Karpatium eingestuft. Reizvoll ist natürlich auch ein Vergleich mit Lokalitäten älterer wie jüngerer Altersstellung im In- und Ausland.

Die ungewöhnliche geologische Situation und Erhaltung der Engelswieser Flora sucht ebenfalls ihresgleichen. Nur der Thermalsinterkalk von Böttingen bei Münsingen (GREGOR 1982b) käme für einen solchen Vergleich in Betracht. Das Alter dieser Bildung ist bisher nicht genauer zu bestimmen; es dürfte gleich oder etwas jünger als das Randecker Maar sein. Kurioserweise zeigt nun die Böttinger Flora (mit vielen *Gleditsia*-Resten) nicht die geringste Übereinstimmung mit derjenigen von Engelswies. Selbst die von Böttingen genannten *Daphnogene*-Blätter erweisen sich ausnahmslos als zu *Celtis* und die *Salix*-Reste als zu einer anderen Art gehörig. Die beiden Floren sind zu verschieden, als daß man dies mit Standortunterschieden

erklären könnte. Die Verschiedenheit spricht vielmehr für einen deutlichen floristischen Wandel im Untermiozän Süddeutschlands.

Von besonderem Interesse ist das Auftreten von Palmen in Engelswies. Nicht umgelagerte Palmenreste scheinen in Süddeutschland ausschließlich auf präriesische Ablagerungen beschränkt zu sein. Das Vorkommen von Palmen im Randecker Maar, durch Epidermisuntersuchungen monokotylar Blattfetzen vermutet (RÜFFLE 1963), wurde durch Pollenuntersuchungen (MOHR & GREGOR 1984) bestätigt. Aus Goldern bei Landshut wurde die Fiederpalme *Phoenicites jungii* SPITZLBERGER (1989b) beschrieben. Reste von *Calamus* (bzw. „*Spinophyllum*“) fanden sich außer in Rittsteig bei Passau auch in Ponholz (Oberpfalz). Die Fundstelle von Ponholz wird jedoch von GREGOR (1982a, 1989) nach wie vor als postriesisch betrachtet. Das Überleben einer Palmenart trotz der von ihm postulierten Klimaungunst erklärt er mit möglicher vegetativer Fortpflanzung dieser Art an ihrem Standort. Ein Überleben der Rieskatastrophe am Standort ist aber völlig undenkbar. Stattdessen deutet der Palmenfund, ebenso wie ein Zahnrest von *Anomalomys minor* FEJFAR und sedimentpetrographische Befunde (UNGER 1989), klar auf ein präriesisches Alter dieser Lokalität. UNGER (1989) gibt sogar eine Zeitstellung an der Wende Ottnangium/Karpatium an – ebenso wie wir es für Engelswies ermittelt haben. Die Flora von Ponholz hat aber noch eine weitere überraschende Gemeinsamkeit mit Engelswies, nämlich das Auftreten außergewöhnlich großer Blätter von *Dombeyopsis lobata* UNGER (KNOBLOCH & KVAČEK 1976: 62). Diese Art scheint in Süddeutschland auch auf präriesische Fundstellen beschränkt zu sein.

Obwohl die Blätter von *Daphnogene polymorpha* im Oligozän und Miozän zu den häufigen Funden gehören, kann man eine derartige Dominanz wie in Engelswies nur in Schichten feststellen, die ein präriesisches Alter besitzen. Auch im Randecker Maar ist die Art häufig und meist lagenweise angereichert. Postriesisch scheint sie kurzfristig völlig in den Hintergrund zu treten (z. B. Steinheim am Albuch). *Daphnogene spectabilis* kommt in postriesischen Ablagerungen Süddeutschlands überhaupt nicht mehr vor. Bisher konnte aus den marinen Schichten des Karpatiums der Paratethys keine Typusflora angegeben werden, doch zeichnet sich dort ebenfalls eine Dominanz von *Daphnogene polymorpha* ab (BERGER 1969, Flora von Laa a. d. Thaya/Niederösterreich).

Auch der Vergleich weiterer Gattungen (*Magnolia*, *Myrica*, *Zanthoxylum*) ergibt gewisse Bezüge zur Flora des Randecker Maars, doch auf dem Artniveau sinken die Gemeinsamkeiten auf ein Minimum. Es fällt auf, daß die in Engelswies vorkommenden Florenelemente meist auch in anderen jungtertiären Floren Deutschlands vorhanden sind, allerdings nur einzeln eingestreut und nie in einer vergleichbaren Gesamtkomposition miteinander.

Will man jedoch eine Flora angeben, die der Engelswieser in vielen Aspekten besonders ähnelt, so ist es die Flora aus Ipolytarnóc in Ungarn (RÁSKY 1959, HÁBLY 1985). Sie wird zusammen mit der Flora von Lipovany (CSFR; NEMÉJC & KNOBLOCH 1973) als Typusflora des Ottnangiums der Paratethys betrachtet. Hier findet man mit Abstand die meisten artlichen Gemeinsamkeiten. Das betrifft sowohl die Lauraceen als auch die als besonders typisch erachtete Palmenart *Calamus noszkyi*. Selbst zwei der drei Magnolienarten aus Ipolytarnóc, die Magnolienfrüchte und die Juglandacee *Carya bartkoi* sind auch in Engelswies vorhanden.

Als auffällig an der Engelswieser Flora ist letztlich auch das Fehlen von *Gleditsia lyelliana* (HEER) HANTKE zu bewerten. Selbst bei einem Zurücktreten einer Aue in

der Uferzone des Sees müßte man dieses Florenelement eigentlich erwarten. Die Art tritt im Untermiozän von Mainz-Kastel auf und ist im Randecker Maar sehr bezeichnend und häufig. Offensichtlich hat sich diese Pflanze im süddeutschen Raum erst im Verlauf des Karpatiums ausgebreitet und fehlt in älteren Floren oder spielt nur eine ganz unbedeutende Rolle. In der Flora von Ipolytarnóc soll die Art, noch als *Podogonium oeningense* (KOENIG) KIRCHHEIMER bezeichnet, auch nur untergeordnet vorkommen (HABLY 1985: 113). Die Abbildung läßt allerdings Zweifel darüber aufkommen, ob es sich hierbei überhaupt um *Gleditsia lyelliana* (HEER) HANTKE handelt. Weitere bezeichnende Elemente der Ottnangium-Floren Ungarns und der ČSFR sind *Engelhardia orsbergense* und *Platanus neptuni* sowie verschiedene, nicht sicher generisch zuzuordnende laurophyll Arten („*Laurophyllum*“ div. sp.). Das Fehlen von *Engelhardia* und *Platanus* in Engelswies ist vielleicht nur standort- oder überlieferungsbedingt, während nicht näher determinierbare „*Laurophyllum*“-Reste nicht selten sind.

Süddeutsche Blattfloren, die jünger als das Riesereignis sind, eignen sich weniger für Vergleiche mit Engelswies. Abgesehen vom Fehlen der Palmen zeichnen sich diese Floren durch eine Vormacht von *Acer* und Leguminosen (Öhninger Floren), teilweise auch von Fagaceen (Steinheim am Albuch, unpubl.) aus. Immergrüne Florenelemente machen nur noch einen geringen Anteil an der Gesamtflora aus.

5. Betrachtungen zum Klima und zur Florenentwicklung im Karpatium Süddeutschlands

Wie der Vergleich ergibt, zeichnen sich bei der Engelswieser Flora engere Beziehungen zu den etwas älteren Floren von Ipolytarnóc (Ungarn) und Lipovany (ČSFR) als zu geographisch viel näher liegenden süddeutschen Fundpunkten ab. Wegen der guten stratigraphischen Datierbarkeit von Engelswies in das basale Karpatium (MN 5) soll versucht werden, standortbedingte Besonderheiten in der Zusammensetzung der Flora gegen stratigraphische, vorwiegend klimabedingte Gegebenheiten abzuwägen.

Die stratigraphische Stellung von Engelswies und der wichtigsten bisher bekannten anderen süddeutschen Florenfundstellen ist auf Abb. 4 dargestellt. Leider handelt es sich bei den Fundstellen Langenau (GREGOR 1982a: 31) und Rittsteig (GREGOR 1982a: 63) nur um Fruchtfloren ohne Blätter, so daß hier ein direkter Vergleich nicht möglich ist. Zunächst seien die bezeichnendsten Florenelemente in der stratigraphischen Altersfolge betrachtet.

Die laurophyll Art *Daphnogene polymorpha* – inklusive aller „Formtypen“ wie *scheuchzeri*, *bilinica*, *lanceolata*, *rossmaessleri*, außer *D. spectabilis* – kommt in beinahe allen süddeutschen Floren oligozänen und miozänen Alters vor. In den unmittelbar postriesischen Floren tritt sie ganz zurück, was mit der allmählichen regionalen Florenregeneration im Anschluß an den Riesimpakt ohne weiteres erklärt werden kann. In den jüngsten Molassefloren ist *Daphnogene* nur noch untergeordnet vorhanden und verschwindet schließlich ganz. Da es bis heute nicht gelungen ist, diese Blätter einer bestimmten Lauraceen-Gattung sicher zuzuordnen, sind klimatische und ökologische Aussagen mit Vorsicht zu betrachten. Die Engelswieser *Daphnogene*-Blätter zeichnen sich durch meist sehr ausgeprägte Vorspitzen („Träufelspitzen“) aus (Taf. 3, Fig. 3). Der angebliche funktionelle Zweck dieser Blattform zum rascheren Abfließen von Regenwasser hat sich nicht bestätigt. Es

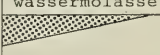
	PARATETHYS	MN	MOLASSE	BADEN-WÜRTTEMBERG. FLORENFUNDPUNKTE	BAYERISCHE FLORENFUNDPUNKTE
OBER -	Pannonium	9	postriesische Süßwassermolasse	* Steinheim/Alb.	* Wending/Ries Achldorf
	Sarmatium	8			
MITTEL - M I O Z Ä N	Badenium	7	präriesische Obere Riesimpakt	* Langenau * Engelswies ---* Würtingen ---* Randecker Maar -----* Heggbach Öhningen-----*	* Rittsteig/Passau * Ponholz -----* Goldern
		6			
UNTER -	Karpatium	5	Obere Brack- wassermolasse  Obere Meeresmolasse	* Langenau * Engelswies ---* Würtingen ---* Randecker Maar -----* Heggbach Öhningen-----*	* Rittsteig/Passau * Ponholz -----* Goldern
	Ottnangium	4			
	Eggenburgium	3			

Abb. 4. Stratigraphische Stellung wichtiger Florenfundpunkte in der süddeutschen Molasse sowie in deren Äquivalenten. Gliederung verändert nach FAHLBUSCH 1981.

wurde aber festgestellt (ELLENBERG 1985), daß sich eine solche Vorspitze nur dann ausbilden kann, wenn während der Blattentfaltung eine Tagesdurchschnittstemperatur von 15°C nicht unterschritten wird und im Jahresgang mindestens 6 Monate lang humide Verhältnisse herrschen. Interessanterweise besitzen bereits die *Daphnogene*-Blätter des Randecker Maares keine ausgeprägten Vorspitzen mehr. Man darf also annehmen, daß sich mindestens einer der beiden Parameter (Temperatur oder Niederschlagsmenge) im jüngeren Karpatium ungünstig verschoben hat.

Die im Untermiozän von Mainz-Kastel und dem Randecker Maar auftretende Leguminose *Gleditsia* scheint in älteren Floren entweder noch ganz zu fehlen oder aber zumindest sehr stark zurückzutreten (siehe S. 33). Ihr Fehlen in den Maarablagerungen von Würtingen bei Bad Urach veranlaßte mich unter anderem, für die dortige Flora ein höheres Alter als für die des Randecker Maares anzunehmen (SCHWEIGERT 1990). *Gleditsia* fehlt auch in den Floren der Adelegg, was dort mit einer höheren topographischen Lage erklärt wird (EBERHARD 1989: 465). *Gleditsia* ist in Süddeutschland besonders bezeichnend für das späte Karpatium bis Sarmatium und verschwindet offenbar im Verlauf des Obermiozäns völlig. Die Tatsache, daß die Gattung sowohl vor als auch unmittelbar nach dem Riesereignis eine beherrschende Rolle spielte, deutet darauf hin, daß das Vorkommen von *Gleditsia* in erster Linie standortbedingten Faktoren gehorcht. So kann eine genügende Wasserversorgung in einem feuchten Auenmilieu auch bei trockenen Klimaten gewährleistet sein.

Gleditsia ist während der Florenregeneration wohl als Pionierpflanze in Galeriewäldern anzusehen.

Nach jahrelangem Disput über das Vorkommen von Palmen in der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands und deren Äquivalenten (vgl. JUNG in SPITZLBERGER 1989b) ist es nun sicher, daß in deren präriesischen Anteilen noch Palmen vorkamen (Engelswies, Goldern, Ponholz, Randecker Maar). Sie spielten sicher keine allzu große Rolle in der Vegetation, sondern müssen wohl als azonale Elemente betrachtet werden, die an bestimmten Standorten für sie günstige Bedingungen fanden. Die Engelswieser Palmenfunde von *Chamaerops* und *Calamus* sind überaus bedeutsam, weil sie nicht nur autochthon sind, sondern auch eine lediglich vegetative Vermehrung (bei *Calamus*) auszuschließen ist, denn der Wuchsort kann erst mit der Ausräumung der Graupensandrinne im Ottnangium entstanden sein. Die Rotang-Palmen der Gattung *Calamus* haben eine lianenartige Wuchsform und ranken mit Hilfe ihrer bedornten Blätter und Sprosse. Sie sind heute vor allem in tropischen und subtropischen Gebieten Asiens anzutreffen (DAHLGREN et al. 1985: 475). Die Gattung *Calamus* ist klimatisch sehr anspruchsvoll und benötigt eine mittlere Jahrestemperatur von mindestens 18°C (MAI & WALTHER 1978: 146). Allem Anschein nach sind die Palmen nach dem Riesereignis nicht mehr nach Süddeutschland eingewandert. Dies braucht nicht unbedingt klimatische Ursachen haben, da eine ganze Reihe von Palmengattungen weniger anspruchsvoll als die Gattung *Calamus* sind und noch in einem mediterranen Klima durchaus gedeihen, wie *Chamaerops humilis* L., die Zwergpalme. So könnte man sich vorstellen, daß die Ausbreitung der Palmenfrüchte durch bestimmte Säugetiere oder Vögel erfolgte, die nicht mehr ins süddeutsche Molassebecken vordrangen.

Die Magnolien, die in Engelswies recht verbreitet waren, sind im jüngeren Karpatium Süddeutschlands (Württemberg, Randecker Maar) auch noch nachweisbar (SCHWEIGERT 1990, GREGOR 1986), doch handelt es sich bereits dort im Gegensatz zu den immergrün geprägten Magnolienblättern aus Engelswies um solche von laubabwerfenden, sommergrünen Arten. Die Magnolien sind heute disjunkt sowohl im ostasiatischen Raum als auch im südöstlichen Nord- und in Mittelamerika verbreitet.

Farnpflanzen stellten im Karpatium offenbar einen nicht unerheblichen Anteil an der Vegetation dar, wie mikrofloristische Untersuchungen ergaben (E. PLANDEROVA in GREGOR et al. 1989: 325). Der durch Sporen nachgewiesene Artenreichtum kann wegen der krautigen Wuchsform durch Großreste nur unzureichend belegt werden. Trotzdem überrascht, daß die Farnreste aus dem Randecker Maar (GREGOR 1986) sämtlich anderen Arten zugehören als die Engelswieser Funde. Bedeutsam ist hier die Art *Lygodium kaulfussii* HEER, die im jüngeren Tertiär Mitteleuropas zu fehlen scheint. Die Gattung *Lygodium* gilt heute als charakteristisches Element tropisch-feuchter Niederungen, zeichnet sich durch eine lianenartige Wuchsform aus und besitzt eine pantropische Verbreitung. Lediglich eine Art, *Lygodium palmatum* (BERNH.) SW., dringt auf dem nordamerikanischen Kontinent in die gemäßigte Zone vor (TRYON & TRYON 1982: 71). Die *Lygodium*-Arten besiedeln in der Regel eher offene Standorte, wie sie an Flußufern oder Waldrändern vorkommen. Ähnliches gilt für die gleichfalls pantropisch verbreitete Gattung *Pteris*, die auch in gemäßigten Zonen auftritt, so etwa im Mittelmeerraum auf Kreta (*Pteris cretica* L.), in Korea, Japan und Tasmanien (TRYON & TRYON 1982: 338).

Die Gattung *Heliconia* stellt in der Engelswieser Flora ein ausgesprochen tropisches Florenelement dar, das heute ausnahmslos auf tropische Gebiete ohne Fröste



Abb. 5. Rezentcs Areal der Gattung *Heliconia* L. (Raster) und fossiles Vorkommen in Süddeutschland (Punkt).

beschränkt ist. Die Gattung hat eine vorwiegend neotropische Verbreitung, doch konnten wenige Arten auch in Südostasien (Sumatra) entdeckt werden (*Heliconia indica*, *H. paku*; vgl. DAHLGREN et al. 1985: 357). Über das rezente natürliche Areal gibt Abb. 5 Auskunft. *Heliconia europaea* belegt eine im Tertiär weitaus größere Verbreitung der Gattung. Sie stellt den bislang ersten fossilen Nachweis für Europa, ja die gesamte nördliche Hemisphäre dar.

Die Engelswieser Flora beinhaltet also mit *Heliconia europaea*, *Calamus noszkyi* und *Lygodium kaulfussii* sehr thermophile Elemente, die bereits im jüngeren Karpatium Süddeutschlands nicht mehr nachweisbar sind. Daneben sind auch viele Gattungen vertreten, die eher gemäßigtcre Klimate anzuzeigen scheinen (*Acer*, *Alnus*, *Liquidambar*, *Salix* u. a.). Der Umstand, daß manche fossilen Arten bestimmter rezenter Gattungen vielleicht im Tertiär andere ökologische Ansprüche gehabt haben könnten als heute, oder die heutigen Areale nur Reliktareale darstellen, sollte nicht dazu führen, stets nur die Ausnahme zu sehen. Es wird zwar immer wieder darauf hingewiesen, daß die Vegetation vom Klima bestimmt wird, doch wird oft nur ein kleiner Teil einer aussagekräftigen Flora überliefert. Der Rest setzt sich in der Regel aus azonalen Arten zusammen, die innerhalb einer großen klimatischen Amplitude stets ähnliche Standorte besiedeln und die in den Floren ablagerungsbedingt oft überrepräsentiert sind. Dies gilt beispielsweise für die meisten Wasserpflanzen.

Wegen zahlreicher Gemeinsamkeiten werden die tertiären Floren Europas häufig mit bestimmten Vegetationstypen Ostasiens und Nordamerikas verglichen. Daneben sind auch in der kolchischen Region (S-Kaukasus), dem Mittelmeergebiet (Kreta) und auf den Kanarischen Inseln entsprechende Florenelemente eingestreut. Für die Floren der Adelegg wurden z. B. Beziehungen zum „Mixed Mesophytic forest“ Ostasiens und der USA (EBERHARD 1989) angenommen. Da wir in Engelswies tropische Elemente vorfinden, kann ein solcher Vergleich nicht befriedigen.

Die ausgeprägten Vorspitzen („Träufelspitzen“), der hohe Anteil ganzrandiger Blätter und die tropischen Elemente lassen in Analogie zur untermiozänen Flora von Ipolytarnóc (Ungarn) Jahresmitteltemperaturen um 20°C erwarten. In Südostasien bietet sich für einen Rezentvergleich der „Paratropical Rain forest“ an (vgl. WOLFE 1979: 7). Er enthält neben tropischen Florenelementen an „gestörten“ Standorten wie Flußufern auch ein ganze Reihe Gattungen, die sonst eher als typisch für gemäßigtere Klimate angesehen werden, wie z. B. *Acer*, *Alnus*, *Salix*, *Celtis*, *Myrica*, *Zelkova* und viele andere. Koniferen spielen nur eine unbedeutende Rolle. Die Gattung *Glyptostrobus* ist heute auf diese Vegetationszone beschränkt. Sie hatte in der erdgeschichtlichen Vergangenheit allerdings eine erheblich größere ökologische Amplitude, als es ihr gegenwärtiges (Relikt-)Areal suggeriert (WOLFE 1979: 33). An diesen „Paratropical Rain forest“ schließen sich Vegetationszonen an, die sich durch Jahresmitteltemperaturen von 13–20°C (subtropisch sensu WOLFE) auszeichnen. Direkt an den „Paratropical Rain forest“ grenzt der „Notophyllous Broad-leaved Evergreen forest“ (= oak-laurel forest, WOLFE 1979: 10). Er wird von immergrünen Arten der Fagaceae, Lauraceae, Theaceae und Magnoliaceae dominiert. Träufelspitzen sind jedoch wenig ausgeprägt. Dazu gesellen sich wiederum an bestimmten Standorten „arktotertiäre“ Elemente, u. a. *Acer* und besonders *Liquidambar*. Die Engelswieser Flora vereinigt also Merkmale des „Notophyllous Broad-leaved Evergreen forest“ mit dem „Paratropical Rain forest“ und kann modellhaft in dessen Übergangsbereich (Jahresmitteltemperaturen um oder etwas über 20°C eingeordnet werden. Die entsprechenden rezenten Vergleichsgebiete findet man in Ostasien vor allem in den südchinesischen Provinzen Kwangsi, Kwangtung, dem angrenzenden Vietnam, Laos und den Niederungen der Insel Taiwan (vgl. WOLFE 1979, Taf. 2). Diese Gebiete zeichnen sich insgesamt durch humide Verhältnisse aus, wobei die jährlichen Niederschlagsminima im Winter auftreten. In der Neuen Welt sind entsprechende Vegetationen in Mittelamerika („Tierra templada“ von Mexiko, Costa Rica, Honduras) anzutreffen. Das autochthone Nebeneinander von tropischen und „arktotertiären“ Florenelementen in Engelswies stellt also keinen Widerspruch dar, sondern zeigt vielmehr, daß man durchaus Vergleiche mit heutigen Vegetationstypen anstellen kann. Es erklärt auch, warum gleichaltrige Blatt- und Fruchtfloren oft ein so widersprüchliches Bild ergeben. Früchte und Samen, aber auch Hölzer, unterliegen häufig weiterem Transport und geben daher eher Hinweise auf die zonale Vegetation, während die Blätter vorwiegend gestörten, uncharakteristischen Auevegetationen angehören.

Im Verlauf des Karpatiums nimmt der Anteil sommergrüner Elemente in den süddeutschen Floren (Randecker Maar) zu, wobei tropische Elemente nicht mehr nachweisbar sind. Für genauere Modellvorstellungen bleibt im Moment eine Revision der Flora des Randecker Maares abzuwarten. Theoretisch kann angenommen werden, daß mit dem Verlanden der Binnenseen im Molassebecken eine größere jahreszeitliche Temperaturamplitude einhergeht. Die winterliche Trockenzeit macht sich in stratigraphisch jüngeren Ablagerungen zunehmend sedimentologisch bemerkbar (z. B. jahreszeitliche Schichtung der Dysodile des Randecker Maares, Bänderung des Thermalsinterkalks von Böttingen bei Münsingen).

6. Literatur

- ABUSCH-SIEWERT, S. (1983): Gebißmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. — Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, **62**, 361 S., 20 Taf., 105 Abb.; Frankfurt a. Main.
- BARTHEL, M., KVAČEK, Z. & RÜFFLE, L. (1966): Symplocaceen-Blätter im Eozän des Geiselstaates. — Monatsber. deutsch. Akad. Wiss., **8**: 354–359, 2 Taf.; Berlin.
- BARTHELT, D. (1989): Faziesanalyse und Untersuchung der Sedimentationsmechanismen in der Unteren Brackwasser-Molasse Oberbayerns. — Münchner geowiss. Abh., **A**, **17**: 1–118, 14 Taf., 14 Abb., 13 Tab.; München.
- BERCKHEMER, F. (1924): Erläuterungen zu 120 Lichtbildern über Lebewesen der Urzeit. XVI + 93 S., 8 Taf.; Stuttgart (Lichtbilderverlag Th. Benzinger).
- BERGER, W. (1969): Pflanzenreste aus dem Mittelmiozän (Laaer Schichten) von Laa an der Thaya in Niederösterreich. — Mitt. geol. Ges. Wien, **61**: 1–5, 1 Taf.; Wien.
- BERTSCH, K. (1927): Die diluviale Flora des Cannstatter Sauerwasserkalks. — Z. Botanik, **99**: 641–659, 5 Abb.; Jena.
- BÜCHLER, W. (1990): Eine fossile Flora aus dem oberen Oligozän von Ebnat-Kappel. — Botanica Helvetica, **100**: 133–166, 17 Abb.; Basel.
- BUTZMANN, R. (1982): Monokotyle Blattreste (*Chamaerops helvetica* HEER) aus Süßwasserkalken SW-Deutschlands. — Documenta naturae, **27**: 19–20, 2 Taf.; München.
- CZECZOTT, H. (1970): O wiecu trzeciozrędownej flory Turowa k Bogatyni (Górna Łużyca). — Kwart. geol., **14**: 778–801, 4 Taf., 2 Abb., 1 Tab.; Warszawa.
- DAHLGREN, R. M. T., CLIFFORD, H. T. & YEO, P. F. (1985): The Families of the Monocotyledons. Structure, Evolution, and Taxonomy. XII + 520 S., 225 Abb.; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).
- EBERHARD, M. (1989): Klimaänderungen von Mittel- bis Obermiozän aufgrund makroskopischer Pflanzenreste in Altwasser-Ablagerungen der Adelegg (Allgäu). — Geologica Bavarica, **94**: 459–484, 9 Abb., 8 Tab.; München.
- ELLENBERG, H. (1985): Unter welchen Bedingungen haben Blätter sogenannte „Träufelspitzen“? — Flora, **176**: 169–188, 15 Abb., 3 Tab.; Jena.
- ENGEL, TH. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl. 645 S., 6 Taf., 265 Abb., 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).
- FAHLBUSCH, V. (1981): Miozän und Pliozän — Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. — Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 121–127, 1 Tab.; München.
- FRAAS, E. (1910): Der Petrefaktensammler. 312 S., 72 Taf., 139 Abb.; Stuttgart (K. G. Lutz).
- FRIEDRICH, W. L. (1991): Urverwandt: Bananen- und Ingwergewächse. — Spektrum der Wissenschaft, **1991/1**: 88–97; Heidelberg.
- FRIEDRICH, W. L. & VELITZELOS, E. (1986): Bemerkungen zur spätquartären Flora von Santorin (Griechenland). — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **86**: 387–395, 2 Taf.; Frankfurt a. Main.
- GIVULESCU, R. & RÜFFLE, L. (1971): Die altpliozäne (pannonische) Flora des Maramureş (SR Rumänien) und ihre Beziehungen zur Flora an der Wende Miozän/Pliozän des nördlichen Tethysraumes (Teil II). — Geologie, **20**: 263–283, 4 Taf., 5 Abb.; Berlin.
- GREGOR, H.-J. (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands. 278 S., 16 Taf., 34 Abb., 16 Tab.; Stuttgart (Enke). — [1982a]
- (1982): Die miozäne Flora aus dem Böttinger Thermalsinterkalk — eine Revision. — Stuttgarter Beitr. Naturk., **B**, **88**, 15 S., 3 Taf., 1 Abb.; Stuttgart. — [1982b]
 - (1982): Eine Methode der ökologisch-stratigraphischen Darstellung und Einordnung von Blattfloren unter spezieller Berücksichtigung der Tertiär-Ablagerungen Bayerns. — Verh. geol. Bund.-Anst., **1982/2**: 5–19, 3 Tab.; Wien. — [1982c]
 - (1983): Die miozäne Blatt- und Fruchtflora von Steinheim am Albuch (Schwäbische Alb). — Documenta naturae, **10**: 1–45, 4 Taf., 8 Abb., 4 Tab.; München.
 - (1986): Zur Flora des Randecker Maars (Miozän, Baden-Württemberg). — Stuttgarter Beitr. Naturk., **B**, **122**, 29 S., 6 Taf.; Stuttgart.
 - (1989): Neue geologisch-paläontologische Ergebnisse aus den Tagebauen der „Ober-

- pfälzer Braunkohle“ (Naab-Molasse, Miozän). — *Documenta naturae*, **55**: 1–78, 10 Taf., 15 Abb.; München.
- GREGOR, H.-J., HOTTENROTT, M., KNOBLOCH, E. & PLANDEROVA, E. (1989): Neue mega- und mikrofloristische Untersuchungen in der jungtertiären Molasse Bayerns. — *Geologica Bavarica*, **94**: 281–369, 9 Taf., 10 Abb., 6 Tab.; München.
- GREGOR, H.-J. & VODIČKOVÁ, V. (1983): Paläokarpologische Charakteristik der pleistozänen Travertine des Neckartales bei Stuttgart. — *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, **B**, **94**, 17 S., 4 Taf.; Stuttgart.
- HABLY, L. (1985): *Ipolytarnóc alsó-miocén korú flórája* (Early Miocene Plant Fossils from Ipolytarnóc, N-Hungary). — *Geologica Hungarica*, ser. Palaeont., **45**: 75–255, 39 Taf., 27 Abb.; Budapest.
- (1989): The Oligocene flora of Nagysáp. — *Fragmenta Mineral. Palaeont.*, **14**: 83–99, 4 Taf., 64 Abb.; Budapest.
- HAHN, W. (1968) mit Beitr. von W. KÄSS & J. WERNER: Geologische Karte von Baden-Württemberg 1 : 25 000. Erläuterungen zu Blatt 7920 Leibertingen. 106 S., 8 Taf., 12 Abb., 1 Beil.; Stuttgart.
- HANTKE, R. (1954): Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger Fundstelle Schrotzburg (Schienberg, Südbaden). — *Denkschr. schweiz. naturforsch. Ges.*, **Abh.**, **80**: 31–118, 16 Taf., 2 Abb., 2 Tab.; Zürich.
- (1965): Die fossilen Eichen und Ahorne aus der Molasse der Schweiz und von Oehningen (Süd-Baden). — *Neujahrsbl. naturforsch. Ges. Zürich*, **167**, 140 S., 17 Taf., 9 Abb., 7 Tab.; Zürich.
- HEER, O. (1855–1859): *Flora Tertiaria Helvetica*. **1** (1855): 117 S., 50 Taf.; **2** (1856): 100 S., 110 Taf.; **3** (1859): 378 S., 156 Taf.; Winterthur (J. Wurster).
- (1856): *Die Urwelt der Schweiz*. 622 S., 11 Taf., zahlr. Abb., 7 Bilder, 1 Kt.; Zürich (Schultheiß).
- HEIZMANN, E. P. J. (1983): Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands. — *Eclogae geol. Helvetiae*, **76**: 781–825, 5 Taf., 17 Abb.; Basel.
- JÄHNICHEN, H., MAI, D. H. & WALTHER, H. (1980): Blätter und Früchte von *Cercidiphyllum* SIEBOLD & ZUCCARINI im mitteleuropäischen Tertiär. — *Schriftenr. geol. Wiss.*, **16**: 357–399, 8 Taf., 4 Abb., 2 Tab.; Berlin.
- KIRCHHEIMER, F. (1954): Über Reste von Magnolien-Sammelfrüchten aus dem südwestdeutschen Tertiär. — *Paläont. Z.*, **28**: 67–76, 3 Taf.; Stuttgart.
- (1957): Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. 672 S., 55 Taf., 1 Kt.; Halle/Saale (VEB W. Knapp).
- KLÄHN, H. (1922): Die badischen Mastodonten und ihre süddeutschen Verwandten. 134 S., 31 Abb., 1 Tab.; Berlin (Borntraeger).
- (1924): Über einige säugerführende Vorkommnisse in der Molasse Badens. — *N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Beil.-Bd.*, **50**: 335–363; Stuttgart.
- (1925): Die Säuger des badischen Miozäns. — *Palaeontographica*, **66**: 163–242, 2 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.
- (1926): Vergleichende paläolimnologische, sedimentpetrographische und tektonische Untersuchungen an miozänen Seen der Schwäbischen Alb. — *N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Beil.-Bd.*, **55**: 274–428; Stuttgart.
- KNOBLOCH, E. (1968): Bemerkungen zur Nomenklatur tertiärer Pflanzenreste. — *Sborník národního museu v Praze*, **B**, **24**: 121–152, 4 Taf., 13 Abb.; Praha.
- (1969): Tertiäre Floren von Mähren. 201 S., 78 Taf., 309 Abb.; Brno (Moravské muzeum).
- KNOBLOCH, E. & KVAČEK, Z. (1976): Miozäne Blätterfloren vom Westrand der Böhmisches Masse. — *Rozpr. Úst. úst. geol.*, **42**, 131 S., 40 Taf., 52 Abb.; Praha.
- KOCH, B. E. & FRIEDRICH, W. L. (1971): Früchte und Samen von *Spirematospermum* aus der miozänen FASTERHOLT-Flora von Dänemark. — *Palaeontographica*, **B**, **136**: 1–46, 15 Taf., 13 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- KOVAR-EDER, J. B. (1988): Three dimensional distribution maps for fossil plants: Examples from Middle to Upper Miocene leaf-floras of Central Europe. — *Tertiary Res.*, **9**: 213–236, 12 Abb.; Leiden.

- KRÄUSEL, R. (1938): Die tertiäre Flora der Hydrobienkalke von Mainz-Kastel. — Paläont. Z., 20: 9–103, 10 Taf., 31 Abb.; Berlin.
- KRÄUSEL, R. & WEYLAND, H. (1950): Kritische Untersuchungen zur Kutikular-Analyse tertiärer Blätter I. — Palaeontographica, B, 91: 7–92, 19 Taf., 32 Abb.; Stuttgart.
- MAI, D. H. (1963): Beiträge zur Kenntnis der Tertiärflora von Seifhennersdorf (Sachsen). — Jb. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 1963: 39–114, 12 Taf., 13 Abb.; Dresden & Leipzig.
- MAI, D. H. & WALTHER, H. (1978): Die Flora der Haselbacher Serie im Weißelster-Becken (Bezirk Leipzig, DDR). — Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 28: 1–101, 50 Taf.; Dresden & Leipzig.
- MOHR, B. & GREGOR, H.-J. (1984): Blüten von *Gleditsia knorrii* mit Pollen vom Typ *Tricolporopollenites wackersdorffensis* aus den mittelmiozänen Dysodilen des Randecker Maars (Schwäbische Alb). — Paläont. Z., 58: 189–195, 3 Abb.; Stuttgart.
- NEMÉJC, F. & KNOBLOCH, E. (1973): Die Makroflora der Salgotarjänger Schichtengruppe (Die Flora aus Lipovany). — Chronostratigraphie und Neostatotypen, 3: 694–759, 10 Taf.; Bratislava (Slowak. Akademie der Wissenschaften).
- PRETZMANN, G. (1987): Versuch einer historischen Deutung des Verbreitungsbildes der mediterranen und europäischen Süßwasserdecapoden. — Sitzungsber. österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, 196: 1–9, 4 Abb.; Wien.
- QUENSTEDT, F. A. (1881): Begleitworte zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Tuttlingen, Fridingen, Schwenningen. 37 S.; Stuttgart.
- (1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl. 1239 S., 98 Taf., 443 Abb.; Tübingen (H. Laupp).
- RÁSKY, K. (1959): The Fossil Flora of Ipolytarnóc (Preliminary Report). — J. Paleont., 33: 453–461, 2 Taf.; Tulsa/Oklah.
- RÜFFLE, L. (1963): Die obermiozäne (sarmatische) Flora vom Randecker Maar. — Paläont. Abh., 1: 139–298, 34 Taf., 45 Abb.; Berlin.
- RUTTE, E. (1953): Die Algenkalke aus dem Miozän von Engelswies in Baden. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 98: 149–174, 3 Taf.; Stuttgart.
- REICHENBACHER, B. (1989): Feinstratigraphische Gliederung der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. — Geologica Bavarica, 94: 135–177, 3 Taf., 3 Abb., 4 Tab.; München.
- SCHILL, J. (1859): Die Tertiär- und Quartärbildungen am nördlichen Bodensee und im Höhgau. — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, 15: 129–254; Stuttgart.
- SCHWEIGERT, G. (1990): Eine untermiozäne Flora von Würtingen bei Bad Urach. — Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., 72: 277–285, 1 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.
- SPITZLBERGER, G. (1986): Die miozänen Blattfloren von Maßendorf und Berg bei Mainburg (Niederbayern). — Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 26: 59–88, 6 Taf., 6 Abb., 1 Tab.; München.
- (1989): Die Miozänfundstelle Goldern bei Landshut (Niederbayern). — Geologica Bavarica, 94: 371–407, 11 Taf., 1 Abb.; München. — [1989a]
- (1989), mit einem Beitr. von W. JUNG: Miozäne Palmblattfunde von Goldern bei Landshut (Niederbayern). — Naturwiss. Z. Niederbayern, 31: 107–121, 3 Abb.; Landshut. — [1989b]
- SZAFER, W. (1961): Miocene Flora from Stare Gliwice in Silesia. — Inst. Geol. Prace, 33: 162–205, 26 Taf., 9 Abb.; Warszawa.
- TRYON, R. M. & TRYON, A. F. (1982): Ferns and Allied Plants. With Special Reference to Tropical America. XII + 857 S., 2028 Abb.; New York, Heidelberg & Berlin (Springer).
- UNGER, H. J. (1989): Die Lithozonen der Oberen Süßwassermolasse Südostbayerns und ihre vermutliche zeitliche Äquivalente gegen Westen und Osten. — Geologica Bavarica, 94: 195–237, 16 Abb., 5 Tab.; München.
- VELITZELOS, E. (1991): Neue paläofloristische Daten zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzen im Ägäisraum, insbesondere die Paläoflora von Thera (Santorin). — Documenta naturae, 61: 22–29; München.
- WALTHER, H. (1972): Studien über tertiäre *Acer* Mitteleuropas. — Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 19: 1–309, 64 Taf., 26 Abb.; Dresden.

- WESSEL, P. & WEBER, O. (1856): Neuer Beitrag zur Tertiärflora der niederrheinischen Braunkohlenformation. — *Palaeontographica*, 4: 111–168, 10 Taf.; Cassel.
- WEYLAND, H. (1934): Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Tertiärflora. I. Floren aus den Kieseloolith- und Braunkohlenschichten der niederrheinischen Bucht. — *Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F.*, 161: 1–122, 22 Taf., 7 Abb.; Berlin.
- (1948): Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Tertiärflora. VII. Fünfte Ergänzungen und Berichtigungen zur Flora der Blätterkohle und des Polierschiefers von Rott im Siebengebirge. — *Palaeontographica*, B, 88: 113–188, 5 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.
- WOLFE, J. A. (1979): Temperature Parameters of Humid to Mesic Forests of Eastern Asia and Relations to Forests of other Regions of the Northern Hemisphere and Australasia. — *U.S. geol. Surv., Prof. Pap.*, 1106, III + 37 S., 3 Taf., 8 Abb., 3 Tab.; Washington.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Geol. G. Schweigert, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität, Herdweg 51, D-7000 Stuttgart 1.

Anmerkung zu Tafel 1–7

Alle fossilen Blätter und Fruktifikationen: Untermiozän, MN 5, Talsberg bei Engelswies.

SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.

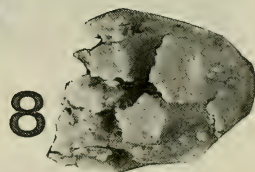
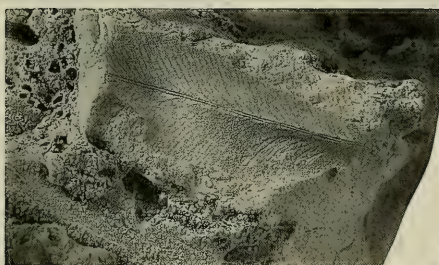
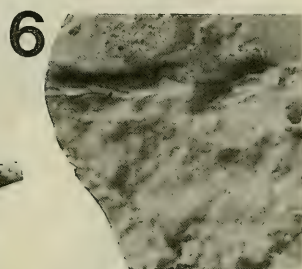
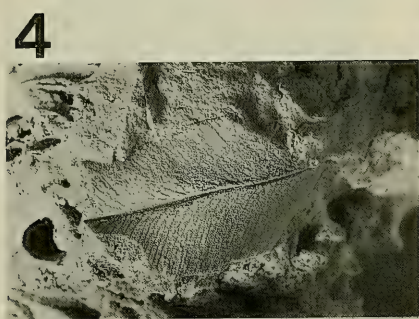
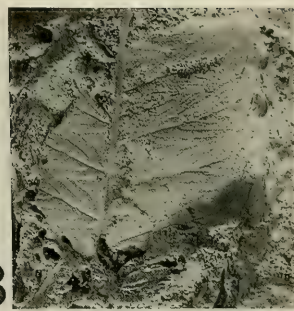
SMNK = Staatliches Museum für Naturkunde in Karlsruhe.

GPIT = Geol.-Paläont. Institut der Universität Tübingen.

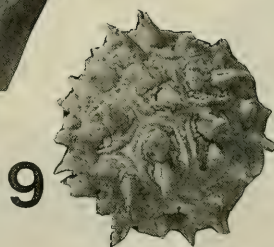
HZGS = Hohenzollern-Gymnasium Sigmaringen (Dauerleihgabe am SMNS).

Tafel 1

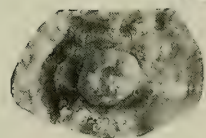
- Fig. 1. *Lygodium kaulfussii* HEER. — SMNS Inv.-Nr. P 1601/1. — x 1,5.
Fig. 2. *Lygodium kaulfussii* HEER. — SMNS Inv.-Nr. P 1601/2. — x 1,5.
Fig. 3. *Pronephrium stiriacum* (UNGER) KNOBLOCH & KVAČEK. — SMNS Inv.-Nr. P 1602/2. — x 1,5.
Fig. 4. *Pteris pennaeformis* HEER. — SMNS Inv.-Nr. P 1603/1c. — x 1,5.
Fig. 5. *Pteris pennaeformis* HEER. — SMNS Inv.-Nr. P 1603/1d. — x 1,5.
Fig. 6. *Glyptostrobus europaea* (BRONGN.) UNGER. — Silikonausguß von Zweigresten, SMNS Inv.-Nr. P 1604/1. — x 1,5.
Fig. 7. *Glyptostrobus europaea* (BRONGN.) UNGER. — Silikonausguß eines Zapfens am Zweig, SMNS Inv.-Nr. P 1605/2. — x 1,5.
Fig. 8. *Glyptostrobus europaea* (BRONGN.) UNGER. — Silikonausguß eines Zapfenfragments, SMNS Inv.-Nr. P 1605/1. — x 1,5.
Fig. 9. *Liquidambar europaea* A. BRAUN. — Silikonausguß einer Frucht, SMNS Inv.-Nr. P 1611/1. — x 1,5.
Fig. 10. *Cercidiphyllum helveticum* (HEER) JÄHNICHEN, MAI & WALTHER. — SMNS Inv.-Nr. P 1643/1. — x 1,5.
Fig. 11. *Paliurus thurmannii* HEER. — Abdruck einer Frucht, SMNS Inv.-Nr. P 1642/1. — x 2.
Fig. 12. *Daphnogene polymorpha* (A. BRAUN) ETTINGSHAUSEN. — Silikonausguß einer Frucht, SMNS Inv.-Nr. P 1647/1. — x 1,5.
Fig. 13. *Acer tricuspidatum* BRONN. — Früchte, SMNS Inv.-Nr. P 104b. — x 1,5.



5



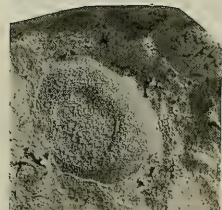
12



10



11

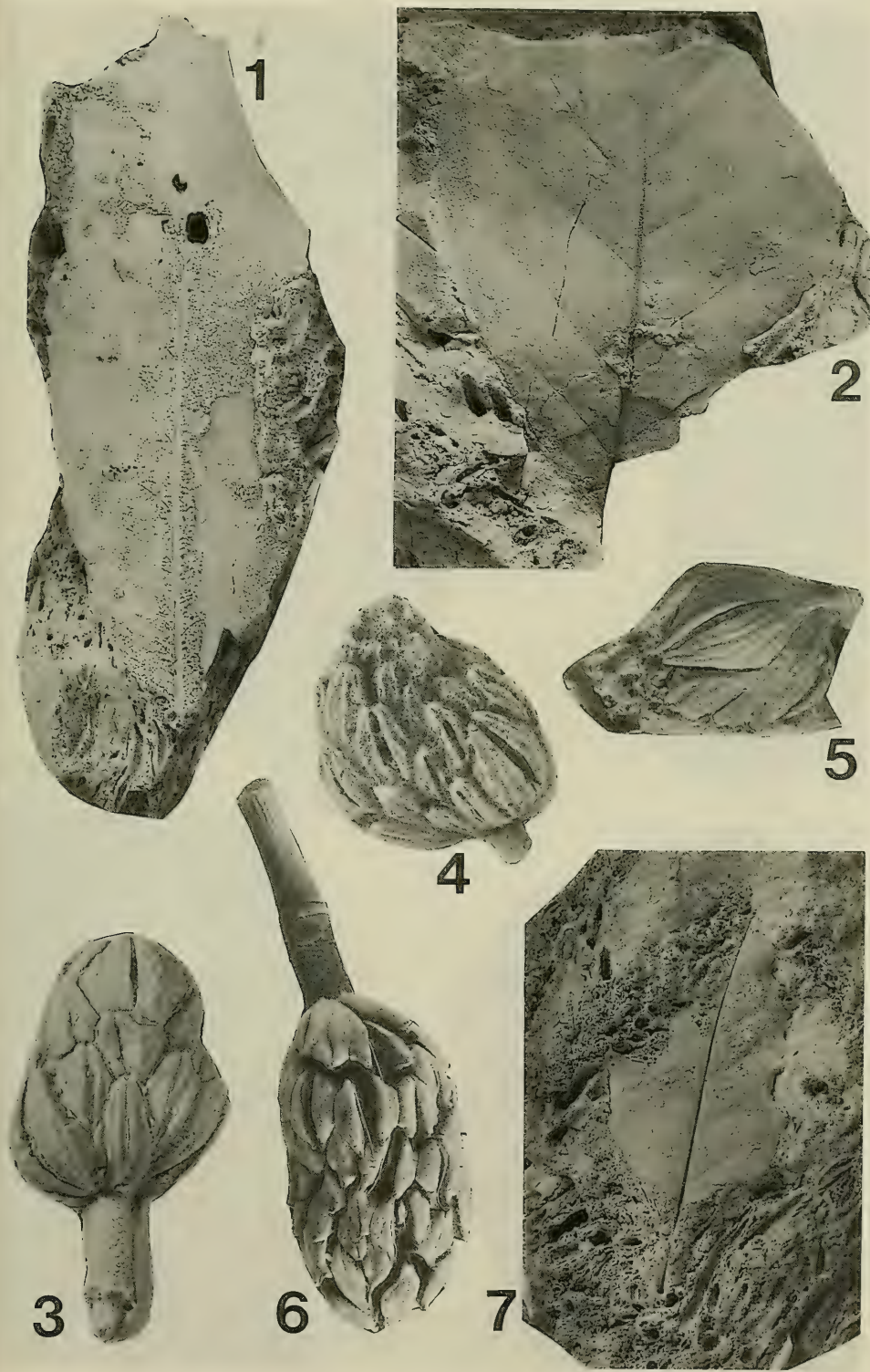


13



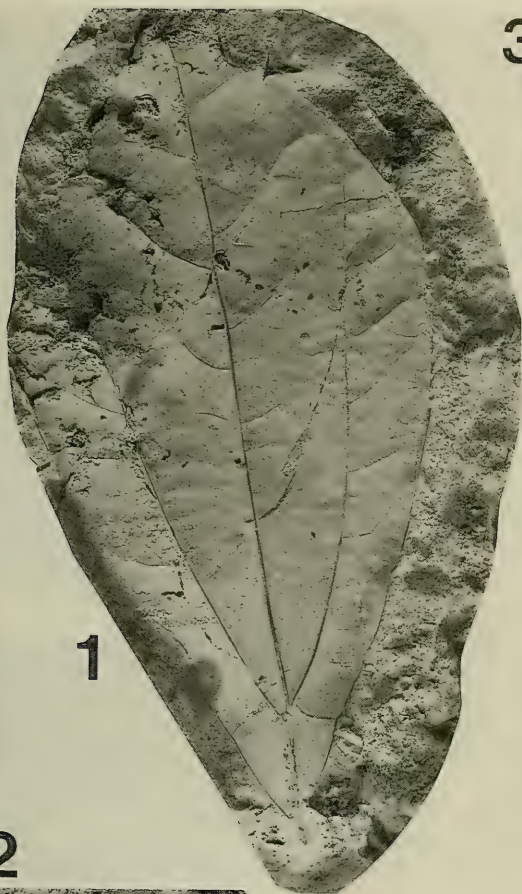
Tafel 2

- Fig. 1. *Magnolia diana* UNGER. SMNS Inv.-Nr. P 759/2. — x 0,8.
- Fig. 2. *Magnolia mirabilis* KOLAKOVSKIJ. — SMNS Inv.-Nr. P 1607/1. — x 1.
- Fig. 3. *Magnoliaestrob* *sigmaringensis* (QUENSTEDT) n. comb., Lectotypus. — Silikon-
ausguß, GPIT Inv.-Nr. 6/98/14. — x 1.
- Fig. 4. *Magnoliaestrob* *sigmaringensis* (QUENSTEDT) n. comb. — Silikon-
ausguß, SMNS Inv.-Nr. 8204/2. — x 1.
- Fig. 5. *Magnoliaestrob* *sigmaringensis* (QUENSTEDT) n. comb. — Silikon-
ausguß, SMNS Inv.-Nr. 17455/5. — x 1.
- Fig. 6. *Magnolia grandiflora*. — Reizte Sammelfrucht, Vittorio Veneto, Norditalien. —
x 0,6.
- Fig. 7. *Symplocos* cf. *hallensis* BARTHEL, KVAČEK & RÜFFLE. — SMNS Inv.-Nr. P 1646/1. —
x 1.

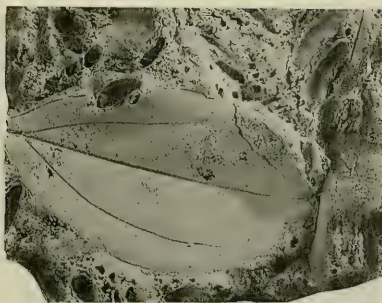


Tafel 3

- Fig. 1–4. *Daphnogene polymorpha* (A. BRAUN) ETTINGSHAUSEN. — SMNS Inv.-Nr. P 1608/52 (Fig. 1), P 1608/38 (Fig. 2), P 1608/6 (Fig. 3), P 1608/1 (Fig. 4). — x 1.
- Fig. 5. *Daphnogene spectabilis* (HEER) KNOBLOCH. — SMNS Inv.-Nr. P 1609/1. — x 1.



3



4



2

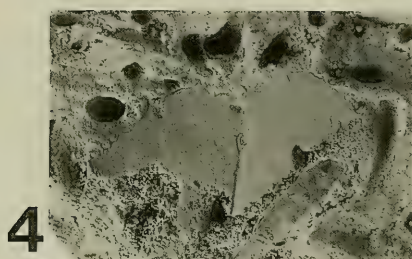
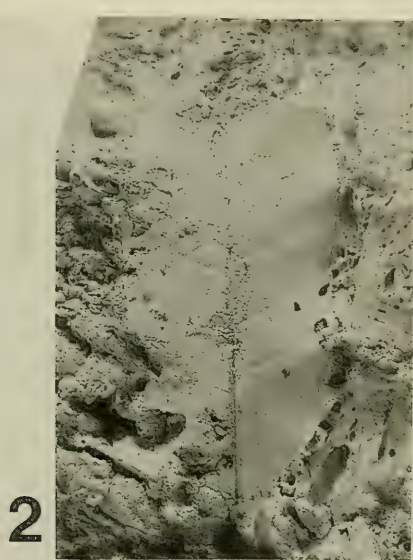


5



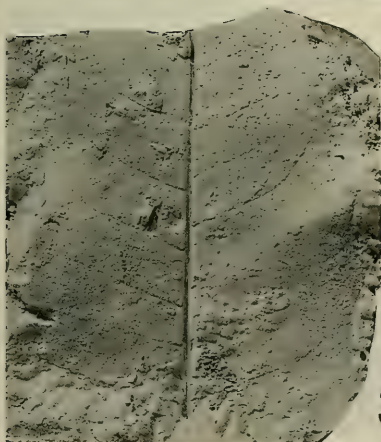
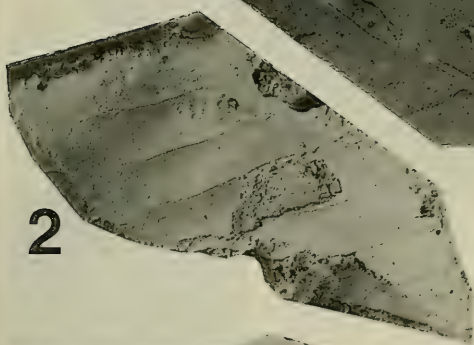
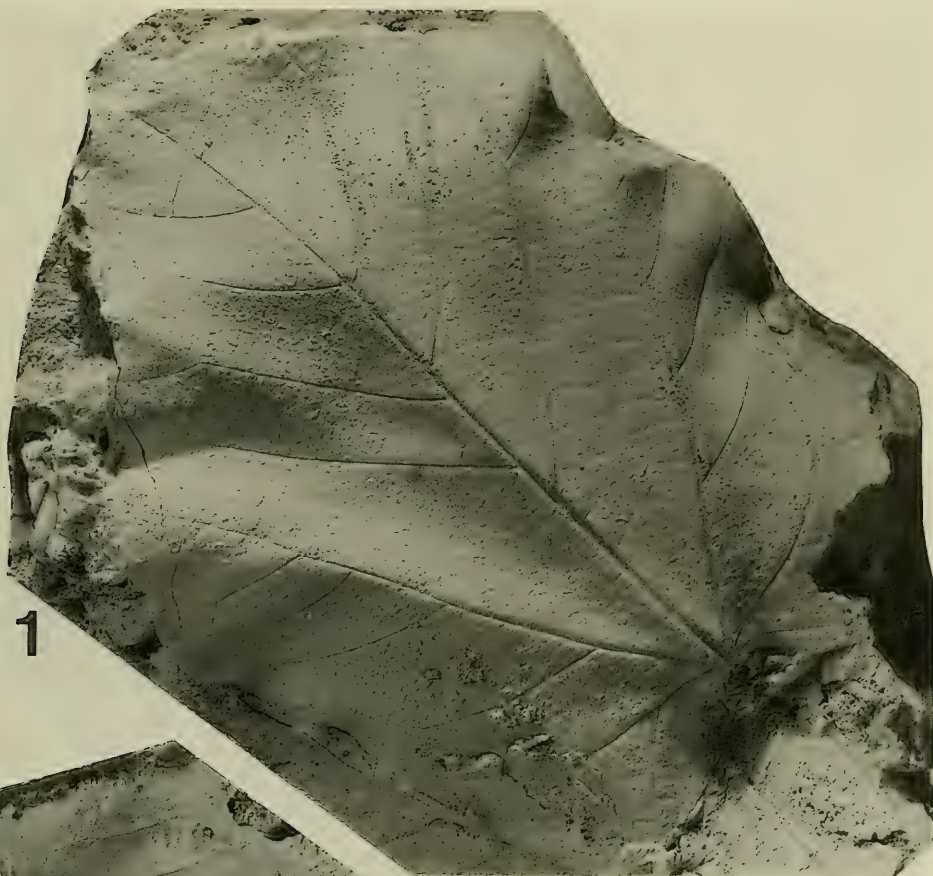
Tafel 4

- Fig. 1. *Persea speciosa* HEER. — SMNS Inv.-Nr. P 1610/1. — x 1.
Fig. 2. *Myrica* cf. *undulatissima* KNOBLOCH & KVAČEK. — SMNS Inv.-Nr. P 1612/1. — x 1.
Fig. 3. *Buxus* sp. — SMNS Inv.-Nr. P 1626/1. — x 2.
Fig. 4. *Ilex* sp. — SMNS Inv.-Nr. P 1614/1. — x 1,5.
Fig. 5. *Zanthoxylum schillii* n. sp., Holotypus. — SMNK Inv.-Nr. te-mi-211b. — x 1.
Fig. 6. *Zanthoxylum schillii* n. sp., Paratypus. — Detailaufnahme der Feinnervatur, SMNS Inv.-Nr. P 1624/2. — x 1,5.
Fig. 7. *Zanthoxylum schillii* n. sp., Paratypus. — SMNS Inv.-Nr. P 1624/1. — x 1.



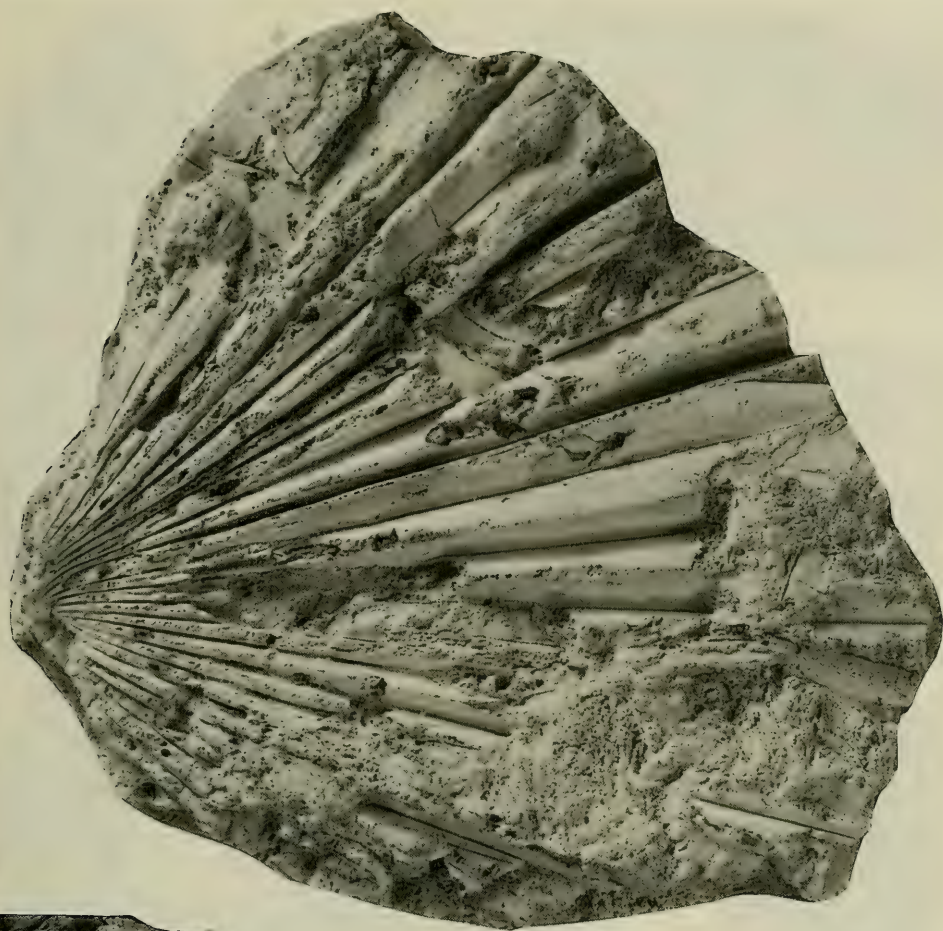
Tafel 5

- Fig. 1. *Dombeyopsis lobata* UNGER. — SMNS Inv.-Nr. P 104a. — x 0,8.
Fig. 2. *Carya bartkoi* HABLY. — Detailaufnahme, SMNS Inv.-Nr. P 1644/1. — x 1,5.
Fig. 3. *Pterocarya paradisiaca* (UNGER) ILJINSKAJA. — SMNS Inv.-Nr. P 1615/1. — x 1,5.
Fig. 4. *Fraxinus ungeri* (GAUDIN) KNOBLOCH & KVAČEK. — HZGS, o. Nr. — x 1,5.



Tafel 6

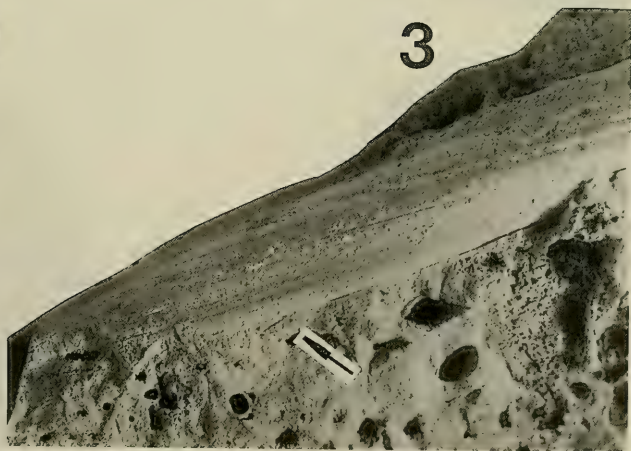
- Fig. 1. *Chamaerops helvetica* HEER. — SMNS Inv.-Nr. 22345. — x 0,6.
Fig. 2. *Calamus noszkyi* JABLONSKY. — Teilblatt einer Fieder, SMNS Inv.-Nr. P 1618/1. — x 1.
Fig. 3. *Calamus noszkyi* JABLONSKY. — Detail vom Blattrand mit Dorn (Pfeil), SMNS Inv.-Nr. P 1618/2. — x 2.



1



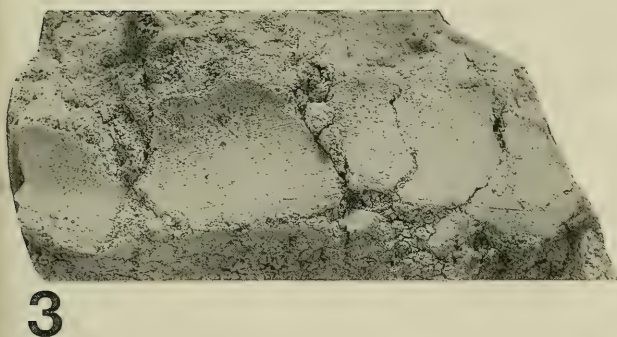
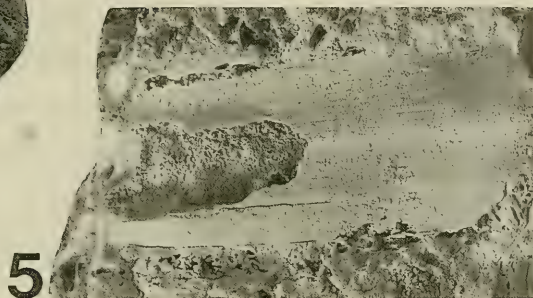
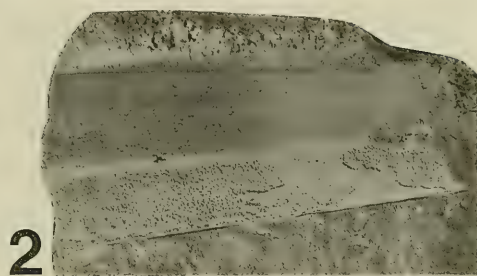
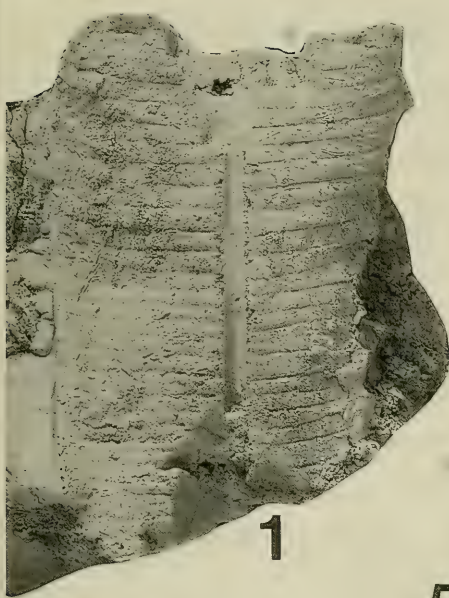
2



3

Tafel 7

- Fig. 1. *Heliconia europaea* n. sp., Holotypus. — SMNS Inv.-Nr. P 1623/1. — x 1.
Fig. 2. *Sparganium* sp. — SMNS Inv.-Nr. P 1621/1. — x 1.
Fig. 3. *Arundo goeppertii* HEER. — SMNS Inv.-Nr. P 1620/1. — x 1.
Fig. 4. *Potamogeton* sp., Verzweigungsstelle. — SMNS Inv.-Nr. P 1622/1. — x 1.
Fig. 5. *Phragmites oeningensis* HEER. — SMNS Inv.-Nr. P 1619/1. — x 1.
Fig. 6. *Cladium* sp. — SMNS Inv.-Nr. P 1625/1. — x 1.
Fig. 7. *Iris* sp. — SMNK Inv.-Nr. te-mi-211a. — x 1.



ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 189	75 S., 12 Taf., 29 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 31. 8. 1992
----------------------------	--------	---------	---------------------------------	------------------------

Schweineartige (Suina, Artiodactyla, Mammalia) aus oligo-miozänen Fundstellen Deutschlands, der Schweiz und Frankreichs

II. Revision von *Palaeochoerus* POMEL 1847 und *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899 (Tayassuidae)

New and old finds of Suina (Artiodactyla, Mammalia) from oligo-
miocene localities in Germany, Switzerland and France

II. Revision of the genera *Palaeochoerus* POMEL 1847 and *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899 (Tayassuidae)

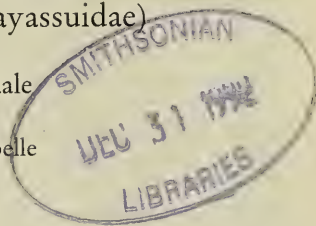
Von Meinolf Hellmund, Halle/Saale

Mit 12 Tafeln, 29 Abbildungen und 1 Tabelle

Abstract

The genera *Palaeochoerus* POMEL 1847 and *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899 are revised on the basis of the dentition. Therefore relevant type specimens and questionable holotypes as well as further fossils from different European localities have been reexamined or reidentified. Fragments of several jaws and nearly 400 isolated teeth from the fissure-filling „Tomerdingen“, found at 1928, are described and reported with relevant figures. The morphological variation of certain features is shown and new extended or even emended diagnoses are given. Sexual dimorphism with regard to the morphology of lower canines is striking, whereas the upper ones correspond morphologically. Valid taxa are *Propalaeochoerus paronae* DAL PIAZ 1929, *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET 1846), *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1974) and *Palaeochoerus typus* POMEL 1847.

It is still unknown from which species the basal stampian *Propalaeochoerus paronae* originates. The very last representative of the proposed evolutionary lineage known so far is *Palaeochoerus typus* POMEL, which obviously died out within the lower Miocene (Agenian-MN 2) having no descendants. For POMEL's (1853) reidentified „*Palaeochoerus waterhousei*“ the new genus *Dubiotherium* is proposed. It is provisionally placed in the family Suidae, because in some aspects of its dentition it is more similar to *Hyotherium meissneri* (v. MEYER 1829). The affiliation of *Propalaeochoerus* – *Palaeochoerus* to the family of Tayassuidae is discussed. Accompanying faunal elements point to wet or even swampy habitats; the revised taxa have no close stratigraphic relevance.



Résumé

Une révision des genres *Palaeochoerus* POMEL 1847 et *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899 est présentée. Des différents matériaux et holotypes questionables sont identifiés et examinés de nouveau. De riches découvertes, fragments de mâchoires ou mandibules et à peu près 400 dents isolées, venant d'une poche karstique nommée „Tomerdingen“, pas encore publiées, sont premièrement décrites et figurées en détail. La variation morphologique de certains caractères est démontrée et les diagnostics sont étendus et élargies. Le dimorphisme sexuel concerne la morphologie des canines inférieures. *Propalaeochoerus paronae* DAL PIAZ 1929, *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET 1846), *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1974) et *Palaeochoerus typus* POMEL 1847 sont des taxa valides.

L'origine phylogénétique de *Propalaeochoerus paronae* reste encore inconnue et le dernier représentant de la ligne évolutive, *Palaeochoerus typus* POMEL, a disparu pendant le miocène inférieure (Agenien-MN 2) n'ayant pas de descendants. L'holotype de „*Palaeochoerus waterhousi*“ POMEL 1853 est vérifié; pour cette mandibule-type le genre nouveau *Dubiotherium* est proposé. Provisoirement *Dubiotherium* est attribué à la famille Suidae. L'appartenance des espèces de *Propalaeochoerus* et *Palaeochoerus* à la famille Tayassuidae est référée. La faune associée démontre qu'ils préfèrent des régions mouillées et marécageuses; les espèces revisées n'apportent guère d'indications pour la stratigraphie.

Zusammenfassung

Die Genera *Palaeochoerus* POMEL 1847 und *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899 werden an Hand von Zahnungen revidiert. Die relevanten Typusexemplare bzw. vermeintlichen Holotypen sowie Material verschiedener europäischer Fundstätten werden hierfür einer detaillierten Untersuchung unterzogen. Erstmalig werden umfangreiche Funde, Kieferbruchstücke sowie ca. 400 Einzelzähne, aus einer untermiozänen, bereits 1928 ausgebeuteten Karstspaltenfüllung eingehend beschrieben und bildlich dokumentiert. Die morphologische Variabilität einzelner Merkmale wird dargestellt, und erweiterte bzw. emendierte Diagnosen werden formuliert. Die beiden Geschlechter unterscheiden sich in der Morphologie der unteren Caninen, die oberen entsprechen einander morphologisch. Gültige Taxa sind *Propalaeochoerus paronae* DAL PIAZ 1929, *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET 1846), *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1947) und *Palaeochoerus typus* POMEL 1847.

Der Ursprung von *Propalaeochoerus paronae* DAL PIAZ liegt nach wie vor im Dunkeln; der letzte Repräsentant der dargelegten Entwicklungslinie ist der untermiozäne (Agenium – MN 2) *Palaeochoerus typus* POMEL, der nachkommenlos ausstirbt. Der Holotypus von POMELs (1853) „*Palaeochoerus waterhousi*“ wird als solcher identifiziert und hierfür das neue Genus *Dubiotherium* vorgeschlagen; es wird in die Familie Suidae gestellt, da es in den bislang bekannten Zahnmerkmalen eher *Hyotherium meissneri* entspricht. Die Zuweisung der Genera *Propalaeochoerus* – *Palaeochoerus* zur Fam. Tayassuidae wird diskutiert; begleitende Faunenelemente deuten auf einen feuchten, sumpfigen Lebensraum hin; in stratigraphischer Hinsicht kommt den untersuchten Taxa keine engere Bedeutung zu.

Inhalt

1. Einleitung	3
2. Methode und Aufbewahrungsorte	6
3. Revision	6
Gattung <i>Palaeochoerus</i> POMEL 1847	6
<i>Palaeochoerus typus</i> POMEL 1847	7
„ <i>Palaeochoerus suillus</i> “ POMEL 1853	8
Gattung <i>Propalaeochoerus</i> STEHLIN 1899	9
<i>Propalaeochoerus gergovianus</i> (CROIZET 1846)	10
<i>Propalaeochoerus paronae</i> DAL PIAZ 1929	11
<i>Propalaeochoerus pusillus</i> (GINSBURG 1974)	12
<i>Propalaeochoerus leptodon</i> (POMEL 1848)	21
„ <i>Palaeochoerus minus</i> “ GOLPE-POSSE 1972 und „ <i>Palaeochoerus giganteus</i> “ GOLPE-POSSE 1972	23

Gattung <i>Dubiotherium</i> n. g.	23
<i>Dubiotherium</i> n. g. <i>waterhousi</i> (POMEL 1853)	24
4. Zur Frage der Familienzugehörigkeit	36
5. Zur Phylogenie und zur stratigraphischen Verbreitung	37
6. Ökologie	39
7. Literatur	40
Anhang: Meßwerte	43

1. Einleitung

Die vorliegende Revision der Genera *Palaeochoerus* POMEL 1847 und *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899 hat sich durch die eingehende Untersuchung von Neufunden von *Hyotherium meissneri* (v. MEYER) aus der USM ergeben. Letztere Species wurde von den verschiedenen Autoren teils *Palaeochoerus*, teils *Hyotherium* zugerechnet. Die Ergebnisse zu diesem Fragenkomplex liegen bereits vor (HELLMUND 1991a).

Die Auseinandersetzung mit dem aus verschiedenen Lokalitäten und Kollektionen zusammengetragenen Material erwiesen die Genera *Palaeochoerus* POMEL 1847 und *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899 als unbedingt revisionsbedürftig. Zur Klarstellung werden zum Teil Neu- bzw. Erstbeschreibungen geliefert, die schließlich ihren Niederschlag in den Diagnoseneufassungen und Differentialdiagnosen finden.

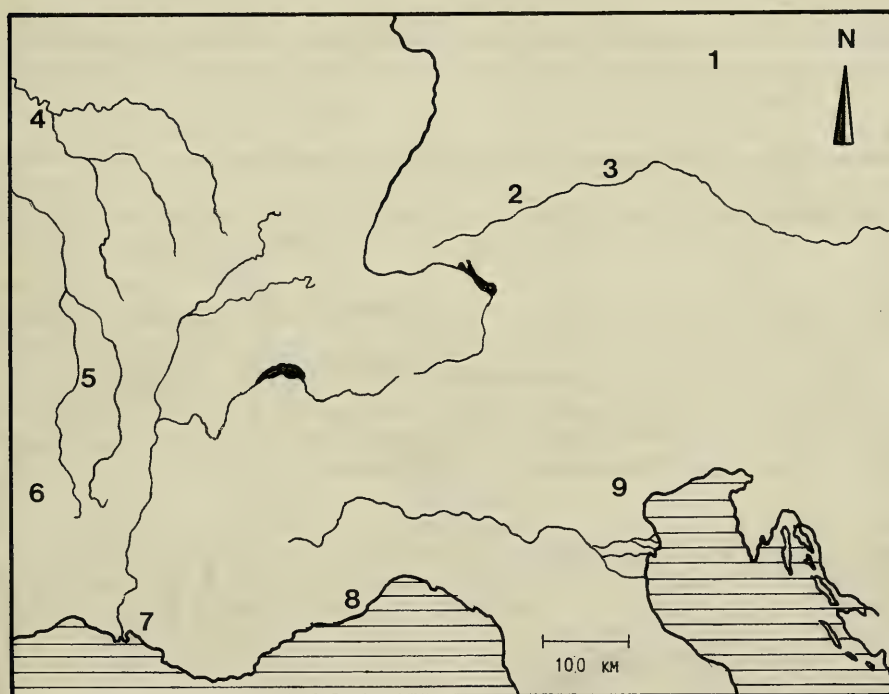


Abb. 1. Übersichtsskizze zur Lage der Fundorte in Europa: 1 Dvorce (ČSFR); 2 Fundorte in der Umgebung von Ulm (D); 3 Gaimersheim, Gunzenheim (D); 4 Etampes b. Paris (F); 5 Fundorte im Allier-Gebiet (z. B. St. Gérard-le-Puy, Pérignat) (F); 6 „Phosphorites du Quercy“ (z. B. Caylux) (F), ca. 150 km westlich des eingetragenen Punktes 6; 7 St. André (F); 8 Cadibona (I), 9 Monteviale (I).

Bei dem untersuchten Material handelt es sich zum Teil um Altfunde unterschiedlicher Herkunft, teils aus stratifizierten Fundstellen, teils auch aus Karstspaltenfüllungen. Die bearbeiteten Fundstellen liegen in Deutschland, Frankreich, der ČSFR und Italien.

Besondere Berücksichtigung hat hierbei das Zahnmaterial aus der Spaltenfüllung Tomerdingen bei Ulm erfahren, das bereits 1928 aufgesammelt und von SEEMANN & BERCKHEMER (1930) unter der Bezeichnung „*Palaeochoerus typus* (? örtliche Rasse)“ geführt wurde. Eine eingehende Bearbeitung und Darstellung stand bisher immer noch aus. Diese ohnehin schon umfangreichen, im SMNS verwahrten Funde wurden noch durch die Übergabe von weiteren Stücken durch das Landesdenkmalamt (1989) bereichert. Das hinzugekommene Material stammt unzweifelhaft aus ein und derselben Spalte Tomerdingen; denn ein in dem übergebenen Material enthaltenes Mandibelfragment dext. konnte mit einer bereits im SMNS vorhandenen Mandibel sin., an der auch die Symphyse erhalten ist, zusammengefügt werden (Taf. 4, Fig. 1a–b). Die Funde aus Tomerdingen umfassen ca. 400 Einzelzähne, einen Unterkiefer, fünf Mandibelfragmente, ein Intermaxillar- und ein Maxillarfragment; das Material gestattet zum einen die Beschreibung bislang noch nicht bekannter Zahnelemente und zum anderen gibt es Aufschluß über die morphologische und metrische Variabilität einzelner Zähne. Die Kriterien zur Klärung der Validität einzelner Taxa werden hieraus abgeleitet.

In die Untersuchungen wurden neben Altfunden aus St. Gérand-le-Puy, Romagnat, Pérignat, St. André auch Einzelzähne aus neuerlich entdeckten Karstspaltenfüllungen wie Ehrenstein 7 (5 Einzelzähne), Herrlingen 8 (ein M sup.), Herrlingen 9 (10 Einzelzähne) einbezogen. Aus den siebziger Jahren stammen die Aufsam-

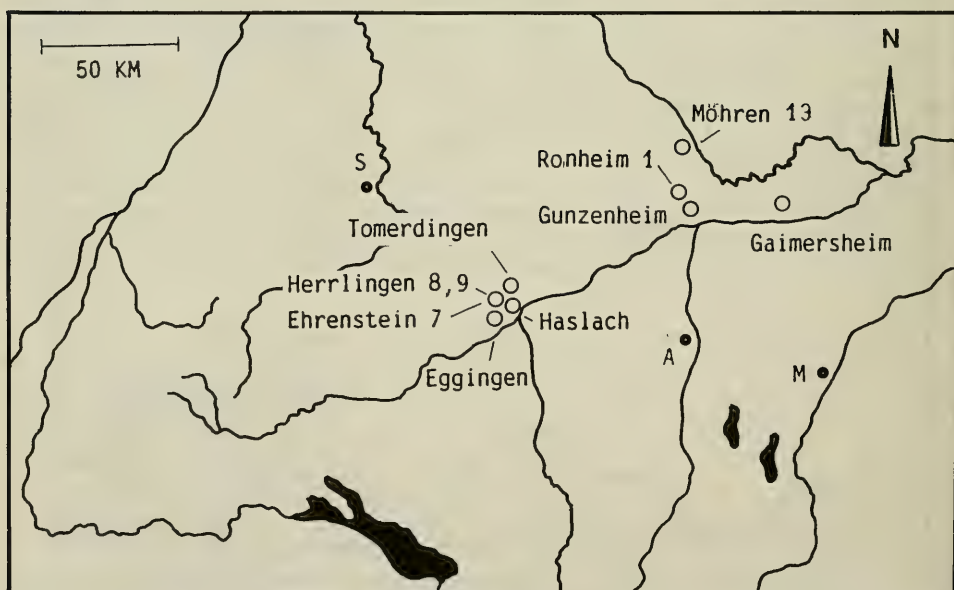


Abb. 2. Skizze zur Lage der Fundorte in der Bundesrepublik Deutschland: A = Augsburg, M = München, S = Stuttgart; abgesehen von Eggingen (= Eggingen-Altfunde, Eggingen-Mittelhart) und Haslach handelt es sich um Karstspaltenfüllungen.

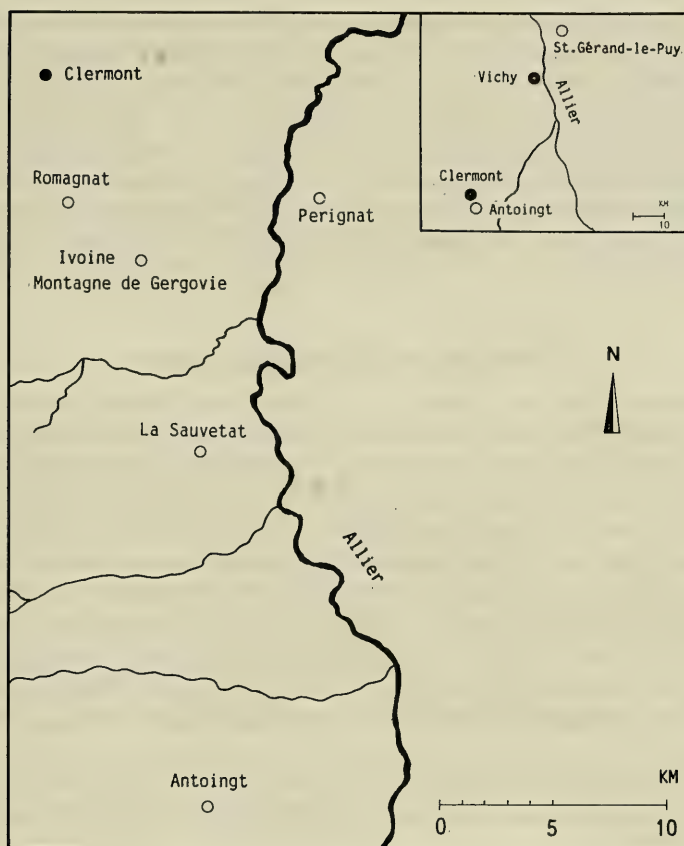


Abb. 3. Skizze zur Lage der Fundorte im Allier-Gebiet (Frankreich); unausgefüllte Kreise = stratifizierte Fundstellen.

lungen aus Möhren 13 (13 Zähne, darunter 3 fragmentäre C sup. und 1 Fragment eines C inf. ♀) und Ronheim 1 (2 Zähne).*)

Die von DEHM (1935) publizierten Funde aus den Spaltenfüllungen Gaimersheim (9 Einzelzähne und 3 Kieferfragmente) und Gunzenheim (15 Einzelzähne und 1 Maxillarfragment) fanden ebenfalls Berücksichtigung.

Dank

Die ausgeführten Untersuchungen wären ohne die bereitwillige und großzügige Ausleihe von relevantem Fossilmaterial und eigens zu diesem Zwecke angefertigten Abgüssen nicht möglich gewesen. Ich schulde hierfür und für freundliche Auskünfte folgenden Kolleginnen und Kollegen verbindlichsten Dank: Dr. J. Agusti (Sabadell), L. Altichieri (Padua), Dr. F. Campanino (Turin), Prof. Dr. L. Ginsburg (Paris), Prof. Dr. K. Heissig (München), Dr. E. P. J. Heizmann (Stuttgart), Dr. J. J. Hooker (London), Dr. H. Mayr (München) und M. Philippe (Lyon).

*) Das von HEISSIG (1978: 243) zu *Propalaeochoerus* aff. *paronae* gestellte Material aus Möhren 19 (3 Zähne) gehört nicht hierzu. Der P₂ sin. stammt von *Elomeryx crispus*.

Bei Herrn Dr. E. P. J. Heizmann bedanke ich mich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes; Herr Dr. R. Ziegler (beide SMNS) gewährte mir dankenswerterweise Einsicht in die von ihm erarbeitete, unpublizierte stratigraphische Einstufung der Karstspaltenfüllungen Herrlingen 8 und Herrlingen 9. Meinem Schwager, Herrn Dr. E.-H. Helfgen (Univ.-Klinik und Poliklinik für Zahn-, Mund- und Kieferkrankheiten, Bonn), verdanke ich die Anfertigung und Ausdeutung der Röntgenaufnahmen vom Holotypus der Art *Palaeochoerus typus* POMEL. Für photographische Arbeiten danke ich Herrn H. Lumpe; die Abgüsse zur Herstellung der Eckzahnquerschnitte fertigte Herr P. Riederle (beide SMNS) dankenswerterweise an. Herrn Dr. G. Bloos (SMNS) bin ich für die eingehende redaktionelle Betreuung der Arbeit sehr verbunden. Schließlich danke ich meinem Vater Winfried Hellmund für die Erstellung einiger Zeichnungen.

2. Methode und Aufbewahrungsorte

Die Parameter [Länge = L, Breite = B (Prämolaren), Breite vorn = Bv, Breite hinten = Bh (M1/2) bzw. Breite des Talon = Bt bzw. des Talonids (M3)] wurden mit einer Schieblehre der Fa. Mitutoyo (Manual No. 20059) auf etwa 0,05 mm ermittelt. Hierbei wurde nach der von PEARSON (1928: 36, 37) vorgeschlagenen Meßmethode verfahren, die sowohl an isolierten Zähnen als auch an artikulierten Zahnreihen anwendbar ist. Die Lage der Meßstrecken ist in HÜNERMANN (1968: 15, Abb. 12, 13) graphisch dargestellt. In die Diagramme zur Größenverteilung sind lediglich die Parameter L, B, für die dP³ und dP₄ auch die Bv bzw. Bh (jeweils in mm) eingegangen. Die Meßdaten sind in den Tabellen im Anhang wiedergegeben. Zur Gewinnung der Eckzahnquerschnitte wurden von den betreffenden Exemplaren Gipsabgüsse angefertigt und diese in der angegebenen Lage (Abb. 4) querschnitten.

Das untersuchte Material stammt aus folgenden Museen bzw. Sammlungen:

BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München
BMNH	British Museum of Natural History London
IPS	Institut Paleontologic Sabadell
MGHN	Musée Guimet d'Histoire Naturelle Lyon
MNHP	Muséum National d'Histoire Naturelle Paris
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
MGP	Museo dell' Istituto Geologico della R. Università di Padova.

Die geographische Position der Fundstellen ist den Abb. 1–3 zu entnehmen.

3. Revision

Ordnung Artiodactyla OWEN 1848
 Unterordnung Suina GRAY 1868
 Überfamilie Suoidea COPE 1887
 Familie Tayassuidae PALMER 1897
 Unterfamilie Doliochoerinae SIMPSON 1945

Gattung *Palaeochoerus* POMEL 1847

Typusart: *Palaeochoerus typus* POMEL 1847; designiert hierin.

Das Genus *Palaeochoerus* wurde von POMEL (1847: 381) an Hand von Fundstücken aus St. Gérard-le-Puy begründet. Er führte hierbei gleichzeitig zwei verschiedene Species ein, *Palaeochoerus major* (l. c., Taf. 4, Fig. 2) und *Palaeochoerus typus* (l. c., Taf. 4, Fig. 1), ohne jedoch die Typusspecies eindeutig zu kennzeichnen.

Es hat sich nun aber im Schrifttum – offenbar wegen der Speciesbezeichnung „*typus*“ – eingebürgert, *Palaeochoerus typus* als die Typusart anzusehen (vgl. z. B. STUDER 1896: 12; VIRET 1929: 238; GINSBURG 1974: 64), obwohl *Palaeochoerus major* im Text (POMEL 1847: 381) zuerst aufgestellt ist. HELLMUND (1991a: 7, Abb. 3) hat das als verschollen gegoltene Typusexemplar (STEHLIN 1899: 40; VIRET 1929: 238) von *Palaeochoerus major* in der Sammlung des BMNH wiederentdeckt und gezeigt, daß es sich hierbei um ein jüngereres Synonym von *Hyotherium meissneri* (H. v. MEYER 1829) handelt. Somit ist das Genus *Palaeochoerus* monotypisch.

Diagnose. – Siehe Diagnose der Typusart.

Palaeochoerus typus POMEL 1847

Taf. 1–2

- v *1847 *Palaeochoerus typus* POMEL. – POMEL, S. 381–382, Taf. 4, Fig. 1.
- 1853 *Palaeochoerus typus* POMEL. – POMEL, S. 123.
- v 1853 *Palaeochoerus suillus* POMEL. – POMEL, S. 123.
- pars 1859 *Palaeochoerus typus* POMEL. – GERVAIS, S. 182–183, Taf. 33, Fig. 1, non Fig. 2.
- v 1859 *Palaeochoerus suillus* POMEL. – GERVAIS, S. 184.
- v 1899 *Palaeochoerus typus* POMEL. – STEHLIN, S. 28, 29, Taf. 2, Fig. 14 (?), Fig. 15.
- v 1929 *Palaeochoerus typus* POMEL. – VIRET, Taf. 18, Fig. 2, non Fig. 3.
- v non 1930 *Palaeochoerus typus* (? örtliche Rasse). – SEEMANN & BERCKHEMER, S. 20, 25.
- v non 1935 *Palaeochoerus typus* POMEL. – DEHM, S. 39–40, Taf. 2, Fig. 9–10, 12–19.
- v non 1968 *Palaeochoerus typus* POMEL. – HÜNERMANN, S. 10.
- 1989 *Palaeochoerus typus* POMEL. – MÜLLER, S. 292, Fig. 306.
- v 1991 *Palaeochoerus typus* POMEL. – HELLMUND, S. 1–7, S. 36.

Holotypus: Maxillarfragment sin. mit Alveoli von I¹–P¹, P²–M², P³ fragmentarisch (Taf. 1).

Fundort: St. Gérard-le-Puy (Dep. Allier).

Stratigr. Alter: Agenium (MN 2).

Aufbewahrung: Musée Guimet d'Histoire Naturelle Lyon, Inv.-Nr. SrG 683; Abguß im SMNS (Inv.-Nr. 45127).

Weiteres, untersuchtes Material: Cranium (BMNH 34961a) aus St. Gérard-le-Puy (Taf. 2, Fig. 1); Unterkiefer (BMNH 34961b) aus Romagnat (Taf. 2, Fig. 2).

Anmerkungen. – Das Typusexemplar von *Palaeochoerus typus* wird später auch von PICTET (1853: Taf. 13, Fig. 6, seitenverkehrt!) bildlich dokumentiert. Es wird darüber hinaus noch bei GERVAIS (1859, Taf. 33, Fig. 1) abgebildet, jedoch weisen die Molares sup. hier Cingula auf, die auch die palatinale Seite umspannen; dies entspricht aber nicht dem Original (vgl. Taf. 1, Fig. 1a–b).

Der Unterkiefer, den GERVAIS (1859, Taf. 33, Fig. 2, 2a) abbildet, gehört nicht zur vorliegenden Art (bei POMEL 1847 nicht erwähnt). Die geringeren Dimensionen weisen dies aus. Die bei VIRET 1929, Taf. 18, Fig. 3, 3b abgebildete Mandibel ist hiermit offenbar identisch und in den Tafelerläuterungen irrtümlich als Typusmandibel bezeichnet.

Diagnose (Neufassung). – In den Dimensionen (L/B) nahezu den stärksten Individuen von *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET) bzw. einem durchschnittlichen Exemplar von *Hyotherium meissneri* (v. MEYER) entsprechend; *Propalaeochoerus paronae* und *Propalaeochoerus pusillus* deutlich an Größe übertreffend. Innenwurzeln an den Molaren sup. gespalten*), übrige Bezahnung morphologisch

*) Röntgenologische Untersuchungen des Typusmaxillare zeigen die Zweiteilung der Innenwurzeln an den M sup.; STEHLIN (1899: 28) war dies nicht bekannt.

derjenigen von *Propalaeochoerus gergovianus* bzw. *Propalaeochoerus pusillus* entsprechend (vgl. Diagnoseneufassung für *Propalaeochoerus pusillus*).

Differentialdiagnose. — *Palaeochoerus* — *Propalaeochoerus*: *Palaeochoerus typus* unterscheidet sich morphologisch von den *Propalaeochoerus*-Species lediglich durch das abgeleitete Merkmal der gespaltenen Innenwurzel an den oberen Molaren.

Propalaeochoerus/*Palaeochoerus* — *Hyotherium meissneri*: Die Genera *Propalaeochoerus* und *Palaeochoerus* (Fam. Tayassuidae) unterscheiden sich durch eine Vielzahl morphologischer Merkmale von *Hyotherium meissneri* (Fam. Suidae).

Propalaeochoerus/*Palaeochoerus*:

- Schmelz glatt („frische“ Zähne)
- I³ caniniform
- C sup. bei ♀ und ♂ morphologisch einander entsprechend
- P⁴ morphologisch variabel (Abb. 5)
- dP⁴, M¹⁻² Innenwurzeln verwachsen (*Propalaeochoerus*); getrennt (*Palaeochoerus*)
- Talon des M³ wenig entwickelt
- C inf. bei ♀ und ♂ verrucos
- Krone des P₁ stiftförmig, einwurzelig
- P₂, P₃ mit nach außen konvexer vorderer und hinterer Schneidekante (Krone insgesamt nach lingual hin gebogen)
- P₄ mit dreispitzigem Trigonid, Paraconid prominent, mit deutlichem Hypoconid und schwachem Entoconid (Abb. 5, Fig. 1–4)
- M₁/M₂ Vorder- bzw. Hinterwurzeln paarweise (transversal) verwachsen, Krone ohne Zwischenhügel, mit einem diagonal vom Hypoconid zum Metaconid verlaufenden Schmelzgrat
- M₃ mit einspitzigem, selten zweigeteiltem Hypoconulidhöcker, ohne Verbindungshügel (Abb. 7, Fig. 1 u. 2).

Hyotherium meissneri:

- Schmelz gerieft („frische“ Zähne)
- I³ incisiviform
- C sup. bei ♀ und ♂ morphologisch verschieden
- P⁴ morphologisch sehr variabel
- dP⁴, M¹⁻² vierwurzelig (Innenwurzeln getrennt)
- Talon des M³ variabel, überwiegend wenig entwickelt
- C inf. beim ♀ verrucos, ♂ scrofisch
- Krone des P₁ typisch prämolariform, Tendenz zur zweigeteilten Wurzel
- P₂, P₃ mit sagittal verlaufender vorderer und hinterer Schneidekante (Krone gerade, nicht nach innen gebogen)
- P₄ mit zweispitzigem „Trigonid“, ohne Paraconid und mit einer deutlichen, dem Talonid aufsitzenden Schmelzknospe (Abb. 6, Fig. 3, 4).
- M₁/M₂ vierwurzelig, mit Zwischenhügel im Transversaltal
- M₃ mit einspitzigem Hypoconulidhöcker und mit Verbindungshügel zwischen dem II. und III. Lobus (Abb. 7, Fig. 4).

„*Palaeochoerus suillus*“ POMEL 1853

Die Species „*suillus*“ wurde von POMEL 1853 zusammen mit „*Palaeochoerus waterhousi*“ (vgl. Kap. 3.9.1. u. 3.9.2.) eingeführt; hierbei wurde keine der beiden Arten bildlich dokumentiert. Die Beschreibung für *Palaeochoerus suillus* (POMEL 1853: 123), die sich im wesentlichen auf den P⁴ bezieht, läßt bereits vermuten, daß es sich bei der Species *suillus* lediglich um eine „Variante“ eines *Palaeochoerus typus* POMEL handeln könnte. Das zugehörige Fundstück entstammt einer Lokalität mit Namen Langy, die ca. 2,5 km westlich von St. Gérard-le-Puy, der Typuslokalität für *Palaeochoerus typus*, gelegen ist. Ob es sich bei dem im BMNH unter Nr. 34961a

aufbewahrten Cranium aus St. Gérard-le-Puy tatsächlich um den Holotypus von *Palaeochoerus suillus* handelt, wie dies LYDEKKER (1885: 255) behauptet, kann mit letzter Sicherheit nicht gesagt werden. Es fällt allerdings auf, daß das betreffende Exemplar einen ungespaltenen Außenhöcker am P⁴ aufweist, wie es POMEL (1853: 123) in der Beschreibung für „*Palaeochoerus suillus*“ herausgestellt hat (Taf. 2, Fig. 1).

Untersuchungen an den 20 Exemplaren des P⁴ von *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1974) aus Tomerdingen (vgl. weiter unten) zeigen, daß gerade die Gestalt der Außenhöcker (gespalten/ungespalten) in diesem gut belegten Fundkomplex erheblich variiert (vgl. Taf. 6, Fig. 3–5). Die Dimensionen und die Gestalt der übrigen Zähne, insbesondere die getrennten Innenwurzeln der M sup., deuten darauf hin, daß es sich bei dem in Rede stehenden Cranium um einen Vertreter von *Palaeochoerus typus* handelt.

Die Zementauflage an der Wurzel des C dext. sup. läßt auf ein männliches Individuum schließen. „*Palaeochoerus suillus*“ POMEL 1853 ist also als jüngeres Synonym von *Palaeochoerus typus* POMEL 1847 zu betrachten.

Ordnung Artiodactyla OWEN 1848

Unterordnung Suina GRAY 1868

Überfamilie Suoidea COPE 1887

Familie Tayassuidae PALMER 1897

Unterfamilie Doliochoerinae SIMPSON 1945

Gattung *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899

Typusart: *Anthracotherium gergovianum* CROIZET 1846 [durch Synonymisierung der von STEHLIN 1929: 624 als Typusart designierten Form *Palaeochoerus Meissneri* mut. *elaverensis* VIRET 1929 in vorliegender Arbeit; bei der Designierung STEHLINS handelt es sich um sekundäre Monotypie nach Art. 69a (ii) (2) IRZN].

Das Genus *Propalaeochoerus* wurde von STEHLIN (1899: 107) ohne eindeutige Festlegung einer Typusart eingeführt. Er bezieht diesen Genusnamen aber auf die „Quercysuiden“ (d. h. nach der vorliegenden Revision als auf *Propalaeochoerus gergovianus* und *Propalaeochoerus pusillus*), die sich durch einen, wie er schreibt, „nicht zu unterschätzenden Primitivcharakter – ungetrennte Innenwurzeln an den oberen Molaren“ auszeichnen. Im Jahre 1929 designiert STEHLIN (S. 624) als Typusart nachträglich „*Propalaeochoerus elaverensis* VIRET“. Als Grundlage hierfür dienten ihm Funde aus Branssat (Coderet = MN 30), die VIRET (1929: 245 ff., Taf. 31, Fig. 1–12) als „*Palaeochoerus Meissneri* v. MEYER mut. *elaverensis*“ bezeichnet hatte. VIRET hatte u. a. hervorgehoben, daß die Innenwurzeln der Maxillarmolaren und die Wurzelpaare der Mandibularmolaren noch ungetrennt sind. Genau diese Merkmale hatten STEHLIN seinerzeit veranlaßt, die älteren „*Palaeochoeren*“ durch die Einführung des Genusnamens *Propalaeochoerus* von den jüngeren abzutrennen (vgl. oben). Ein zusätzliches Argument für die generische Unterscheidung sah STEHLIN (1929: 622–624) ferner darin, daß „*Propalaeochoerus elaverensis*“ noch einen Daumen (Primitivmerkmal) besessen hat. Nach meinen Untersuchungen gibt es keinen Grund, die Funde aus Branssat als eigene Species „*elaverensis*“ zu führen. Die von VIRET (1929: 247) angeführten Merkmale sind diagnostisch nicht verwertbar, sie liegen innerhalb der artlichen Variabilität. „*Propalaeochoerus elaverensis* VIRET 1929“ wird demnach als jüngeres Synonym von *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET 1846) angesehen.

Der von THENIUS (1960: 19) als *Propalaeochoerus elaverensis-meisneri* (v. MEYER) bezeichnete Unterkiefer aus St. Margarethen, Kanton St. Gallen (vgl. VACEK 1879) gehört aufgrund der Molarenkonfiguration (Zwischenhügel zwischen I. und II. Lobus) zu *Hyotherium meisneri* (v. MEYER).

Diagnose. — Die Genusbezeichnung *Propalaeochoerus* sensu STEHLIN findet im folgenden für alle die „Palaeochoeren“ Anwendung, die sich durch das Primitivmerkmal der verwachsenen Innenwurzeln an den oberen Molaren auszeichnen. Das Genus *Palaeochoerus* POMEL 1847 mit seiner einzigen Art *Palaeochoerus typus* POMEL 1847 weist das evoluierte Merkmal getrennter Innenwurzeln an den oberen Molaren auf (vgl. S. 7).

Propalaeochoerus gergovianus (CROIZET 1846)

Taf. 11, Fig. 1–2; Taf. 12, Fig. 2

- v *1846 *Anthracotherium gergovianum* CROIZET in BLAINVILLE, Ostéogr. g. *Anthracotherium*, S. 136, Taf. 3.
- 1848 *Anthracotherium gergovianum* CROIZET. — GERVAIS, S. 96.
- v 1850 *Hyotherium pygmaeum*. — JÄGER, S. 855, Taf. 72, Fig. 52.
- 1859 *Anthracotherium gergovianum* CROIZET. — GERVAIS, S. 187.
- pars 1859 *Palaeochoerus typus* (*Anthracotherium gergovianum*). — GERVAIS, Taf. 33, Fig. 2, non Fig. 1.
- 1899 *Propalaeochoerus*. — STEHLIN, S. 107.
- 1929 *Palaeochoerus Meissneri* mut. *elaverensis* VIRET. — VIRET, S. 245, Taf. 31, Fig. 1–12, Abb. 26, 27.
- 1929 *Propalaeochoerus elaverensis* VIRET. — STEHLIN, S. 621, Fig. 12–13.
- v 1935 *Palaeochoerus typus* POMEL. — DEHM, S. 39–40, Taf. 2, Fig. 9–10, 12–19.
- 1951 *Propalaeochoerus gergovianus gergovianus* (DE BLAINVILLE et CROIZET). — LAVOCAT, S. 127, 128.
- v 1971 *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET). — SCHMIDT-KITTLER, S. 154, 163, Abb. 21.
- v 1973 *Suidae* (partim). — HEISSIG, S. 180.
- v 1974 *Palaeochoerus gergovianus* (CROIZET). — GINSBURG, S. 64–68.
- v 1978 *Propalaeochoerus* aff. *paronae* DAL PIAZ. — HEISSIG, S. 259.
- 1987 *Palaeochoerus* (*Propalaeochoerus*) cf. *gergovianus* (CROIZET). — GINSBURG & HUGUENY, S. 113–114, Taf. 4, Fig. 9.
- 1987 *Propalaeochoerus* aff. *paronae*. — FEJFAR, S. 259, S. 262, Fig. 9, 1–6.
- v 1991 *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET). — ZIEGLER & HEIZMANN, S. 15, 18.

Holotypus: Unterkieferfragment mit den Alveoli der I₁–P₂ sin., Wurzeln des P₃, Bruchrest von P₄ und M₁ sin.; Alveoli der I₁–P₁, Bruchrest von P₂ und P₃, P₄–M₂, Fragment des M₃ dext.; nach dem oval-rundlichen Querschnitt der Caninusalveole handelt es sich sehr wahrscheinlich um ein weibliches Individuum.

Fundort: Ivoine, Montagne de Gergovie (Frankreich).

Stratigr. Alter: Stampium.

Aufbewahrung: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Inv.-Nr. LIM 516 (Taf. 12, Fig. 2); Abguß im SMNS (Inv.-Nr. 45557).

Zugeordnetes Material:

Karstspaltenfüllungen: Ehrenstein 7, Herrlingen 8, Herrlingen 9, Möhren 13, Ronheim 1, Gaimersheim, Gunzenheim, Phosphorites du Quercy (Caylux, Mouillac, Bach).

Stratifiziert: Haslach b. Ulm, Eggingen „Altfunde“, Eggingen-Mittelhart.

Bei dem untersuchten Material aus den „Phosphorites du Quercy“ handelt es sich um Mandibel- und Maxillarreste sowie um Einzelzähne, die aus Caylux oder Bach stammen. Sie werden im BMNH verwahrt (s. Anhang). Einige wenige Einzelzähne aus Mouillac gehören dem SMNS. Was die Fundumstände der Spaltenfüllungen Gaimersheim und Gunzenheim anlangt, so wird auf DEHM (1935) verwiesen.

Fundstelle Haslach bei Ulm (Material 1 Zahnkeim): Isolierte Suiden- bzw. Tayasuidenzähne sind bekanntermaßen nur äußerst schwierig und unter Vorbehalt identifizierbar. Der von JÄGER (1850: 855, Taf. 72, Fig. 52) als *Hyotherium pygmaeum* bekanntgemachte Zahnkeim eines M_3 dext. (SMNS 3000) gehört sicher nicht zum Genus *Hyotherium*. Gegen eine derartige Zuweisung, z. B. zu *Hyotherium meissneri*, sprechen die geringe Größe, der nahezu glatte Zahnschmelz und schließlich die Morphologie, d. h. das Fehlen des Verbindungshügels zwischen dem II. Lobus und dem Talonid. Man erkennt hier nur einen undeutlichen Schmelzgrat, wie er charakteristisch für *Propalaeochoerus* bzw. *Palaeochoerus* ist. Bei dem auffällig nach labial umgebogenen Talonidanhang dürfte es sich nur um eine individuelle morphologische Variante handeln. Die Wurzeln waren offenbar noch nicht mineralisiert und sind deswegen nicht erhalten. Gegen eine Zuordnung zu *Palaeochoerus typus* sprechen die geringen Größenparameter. Unter Vorbehalt wird der M_3 zu cf. *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET) gestellt. Hieraus ergäbe sich dann der jüngste Nachweis für *Propalaeochoerus gergovianus* (Haslach = MN 2).

Propalaeochoerus paronae DAL PIAZ 1929

*1929 *Propalaeochoerus paronae*. — DAL PIAZ, S. 911.

v pars 1930 *Propalaeochoerus paronae* — DAL PIAZ, S. 1–12, Taf. 1, Fig. 1–3, Fig. 6–14.

1974 *Palaeochoerus paronae*. — GINSBURG, S. 69, 75.

v non 1978 *Propalaeochoerus* aff. *paronae*. — HEISSIG, S. 243.

non 1987 *Propalaeochoerus* cf. *paronae*. — FEJFAR, S. 259, S. 262, Fig. 9, 1–6.

Holotypus: Mandibelfragment dext. mit I_1 – M_2 (abgebildet in DAL PIAZ 1930, Taf. 1, Fig. 1), vermutlich weibl. Individuum.

Fundort: Monteviale, Veneto (Italien), NNW von Vicenza.

Stratigr. Alter: basales Stampium (nach GINSBURG 1974: 75), nach HEISSIG (frdl. mdl. Mittlg. 27. 9. 91): MP 21–22, d. h. Mitteloligozän.

Aufbewahrung: Museo dell'Istituto Geologico della R. Università di Padova.

DAL PIAZ (1930) gibt eine sehr eingehende Beschreibung der ihm vorliegenden Gebisselemente von *Propalaeochoerus paronae*. Ein Vergleich dieser Darstellung mit den stratigraphisch jüngeren Arten läßt keine wesentlichen morphologischen Unterschiede erkennen. Lediglich die von DAL PIAZ besonders hervorgehobene longitudinale Rinne des C inf. mag eine Eigenheit von *Propalaeochoerus paronae* vorstellen. Charakteristisch sind die auffallend geringen Größenparameter (Länge, Breite) von *Propalaeochoerus paronae*, die deutlich unterhalb derer von *Propalaeochoerus pusillus* liegen (vgl. Größendiagramme); die M sup. weisen verwachsene Innenwurzeln auf, die Vorder- und Hinterwurzeln der M inf. sind paarweise verwachsen. Gerade diese Merkmale deuten auf einen primitiven Vertreter hin und rechtfertigen die Zuweisung zum Genus *Propalaeochoerus*. Nach dem derzeitigen Kenntnisstand ist *Propalaeochoerus paronae* DAL PIAZ die bislang älteste bekannte *Propalaeochoerus*-Species in Europa (basales Stampium); es handelt sich offenbar um die Ahnform der im Laufe der Evolution zunehmend größer werdenden Species *Propalaeochoerus pusillus*, *Propalaeochoerus gergovianus* und *Palaeochoerus typus*.

Der Ursprung von *Propalaeochoerus paronae* selbst liegt jedoch im Dunkeln. Eine Abstammung von obereozänen Formen wie *Cebochoerus* kann wegen des dort bereits spezialisierten Vordergebisses ausgeschlossen werden.

Das von FEJFAR (1987, S. 259, Fig. 9; 1–6 und S. 262) auf *Propalaeochoerus* cf. *paronae* bezogene Material (P_4 und P^4) aus Dvërce (MP 21) weist erheblich größere Parameter (L, B) auf und kann daher nicht zu *Propalaeochoerus paronae* gehören;

der P_4 besitzt einen sehr unauffälligen Paraconidhöcker, der Außenhöcker des P^4 ist einspitzig; nach den Dimensionen handelt es sich eher um *Propalaeochoerus gergovianus*.

Propalaeochoerus pusillus (GINSBURG 1974)

Taf. 4–10; Taf. 12, Fig. 1

- v 1930 *Palaeochoerus typus* (? örtliche Rasse). — SEEMANN & BERCKHEMER, S. 20, 25.
- v 1968 *Palaeochoerus typus* POMEL. — HÜNERMANN, S. 10.
- v 1973 *Suidae* (partim). — HEISSIG, S. 180 (3 Zähne: dP^3 , dP_4 ; M_3).
- v *1974 *Palaeochoerus pusillus* GINSBURG. — GINSBURG, S. 68–70, 75 u. Abb. 5.
- v 1991 *Palaeochoerus* sp. — HELLMUND, S. 14–15.

Holotypus: Maxillarfragment dext. mit P^4 – M^3 .

Fundort: Phosphorites du Quercy (Frankreich).

Stratigr. Alter: Eozän/Oligozän.

Aufbewahrung: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHP Qu–15); Abguß im SMNS (Inv.-Nr. 45558).

Diagnose (Neufassung aufgrund von Material aus Tomerdingen). — In den Dimensionen (L/B) zwischen *Propalaeochoerus paronae* und *Propalaeochoerus gergovianus*; kleinwüchsiger als *Hyootherium*; mit vollständigem Gebiß, Zahnschmelz glatt, mit dimensionell variablen Diastemen im Vordergebiß; I^3 einspitzig caniniform, hochdreieckig schlank, transversal komprimiert, mehr oder weniger senkrecht inseriert mit schneidenartig zugeschärfter Vorder- und Hinterkante. Sexualdimorphismus hinsichtlich der Canini inf.; C inf. ♂ hauerartig und von verrucosem Zahnquerschnitt, C inf. ♀ schwach von verrucosem Zahnquerschnitt und rundlichem Wurzelquerschnitt; C sup. von der Seite gesehen länglich spitzdreieckig, transversal abgeflacht mit schneidenartig zugeschärfter Vorder- und Hinterkante, morphologisch bei beiden Geschlechtern gleich, beim Weibchen schwächer. P_1 einwurzelig, einspitzig („stiftförmig“); von der Seite ungleichseitig „hochdreieckig“ umrissen; P_2 – P_3 je zweiwurzelig mit leicht nach innen geneigter Spitze und nach buccal konvexen Schneidekanten; P_4 mit dreispitzigem Trigonid, Protoconid und Metaconid etwa gleich hoch, Paraconid nur etwa halb so hoch, Talonid mit labio-distalem Höcker (Hypoconid), der bisweilen in der Senkrechten zweigespalten ist, Entoconid unauffällig klein. M_1/M_2 einander morphologisch entsprechend, Vorder- und Hinterwurzeln paarweise (transversal) verwachsen, ohne Zentralthügel im Quertal. M_3 mit primitivem Talonid, lediglich mit einem diagonal verlaufenden Schmelzgrat vom Hypoconid zum Metaconid, d. h. ohne Verbindungshügel zwischen dem II. Lobus und dem Hypoconulid, Hypoconulid überwiegend einspitzig, seltener zweigespalten; Vorderwurzel paarweise (transversal) verwachsen, Wurzeln des II. und III. Lobus über eine Zementbrücke miteinander verwachsen.

P^4 dreihöckrig, mit zwei Außenhöckern, von denen der vordere den hinteren dominiert (selten auch mit nahezu ungespaltenem Außenhöcker). M^1/M^2 einander morphologisch entsprechend, Innenwurzeln stets (!) verwachsen, Schmelzgrat im Quertal zwischen den beiden nur angedeutet, M^3 mit primitivem, wenig entwickeltem Talonid.

Propalaeochoerus pusillus und *Propalaeochoerus gergovianus* sind morphologisch nicht unterscheidbar.

Beschreibung des Materials aus der Spaltenfüllung Tomerdingen bei Ulm. — Abgesehen von den Milchincisiven und Milchcaninen sind alle übrigen Zahnpositionen des Milch- und Dauergebisses von *Propalaeochoerus pusillus* überliefert.

Milchdentition:

dC

Milchcaninen sind in Tomerdingen nicht dokumentiert, morphologisch dürften sie den definitiven C entsprechen.

dP₂/dP₃ (Taf. 7, Fig. 2, 3)

Material: dP₂ (4 Exemplare, SMNS 45055a–d); dP₃ (3 Exemplare, SMNS 45056a–d).

Die Kronen der dP₂ und dP₃ sind im Unterschied zu den jeweiligen Ersatzzähnen (s. dort) brachyodonte, dünnschmelziger und etwas mehr längsgestreckt. Morphologisch entsprechen sie etwa den Ersatzzähnen des definitiven Gebisses. Die Wurzeln sind im Unterschied zu denen der entsprechenden Dauerzähne weit auseinandergespreizt.

dP₄ (Taf. 7, Fig. 4)

Material: 11 Exemplare (SMNS 45006a–c, 45007a–c, 45008a–d).

Der dP₄ ist ein typisch dreilobiger Zahn mit sechs Höckerspitzen, wobei die lingual gelegenen die labialen etwas an Höhe übertreffen. Der Kronenumriß ähnelt einem nach vorn verschmälerten, abgestumpften Keil. Die Breite nimmt also vom vordersten zum hintersten Lobus kontinuierlich zu. Unter dem I. und III. Lobus ist je eine nach vorn bzw. hinten divergierende Wurzel ausgebildet. Die beiden transversalen Täler sind jeweils durch einen an der zweiten bzw. dritten äußeren Höckerspitze entspringenden Grat nach buccal hin abgeschlossen. Dem distalen Cingulum sitzt eine nach buccal hin verlagerte Schmelzknospe auf.

dP²

Material: 4 Exemplare (SMNS 45054a–d).

Der dP² entspricht morphologisch dem Ersatzzahn des Dauergebisses; die geringeren Dimensionen und der dünnere Zahnschmelz sind charakteristisch.

dP³ (Taf. 7, Fig. 5)

Material: 8 Exemplare (SMNS 45011a–c, 45013a–d, 45014).

Der dP³ ist dreihöckrig und molariform; zwei Höcker sitzen auf dem hinteren, einer auf dem vorderen Lobus. Der vordere Höcker ist gegenüber dem hinteren leicht erhöht. Die beiden Loben des keilförmigen Zahnes sind durch ein transversal verlaufendes Quertal voneinander getrennt. Von den zwei an der vorderen Spitze entspringenden Schmelzgraten zieht einer zur antero-internen Ecke, der andere auf den äußeren Höcker zu. Das basale Cingulum ist diskontinuierlich ausgebildet, es bekleidet vorwiegend die Hinterseite der Krone. Der Zahn ist dreiwurzelig, die beiden hinteren Wurzeln divergieren stark.

dP⁴ (Taf. 7, Fig. 6)

Material: 7 Exemplare (SMNS 45009a–b, 45010a–b, 45012a–c).

Der dP⁴ entspricht in seinem Grundbauplan einem Molaren sup. des Dauergebisses (s. dort); der Umriß ist im Unterschied zu den M^{1/2} meist trapezförmig, d. h. im Bereich des Paraconus springt die Krone etwas weiter nach mesial vor. Der Schmelz ist dünn, die Krone auffallend brachyodont und zierlich. Die Innenwurzeln sind wie bei dem M sup. verwachsen, die äußeren getrennt und weitgespreizt.

Adultdentition:

Incisivi inf.

Die unteren Incisiven von *Propalaeochoerus pusillus* unterscheiden sich im wesentlichen durch die geringeren Dimensionen von den jeweiligen Incisiven des *Hyotherium meissneri*.

I₁ (Taf. 8, Fig. 1)

Material: 17 Exemplare (SMNS 45053, 45068–45070).

Die Zahnkrone ist spatelförmig, und die Wurzel ist transversal abgeflacht. Der sagittal verlaufende, linguale Schmelzgrat, der bei *Hyotherium meissneri* die Innenseite der Krone zweiteilt und deutlich hervortritt, fehlt sowohl hier als auch bei den I₂ und I₃.

I₂ (Taf. 8, Fig. 2)

Material: 13 Exemplare (SMNS 45048–45051).

Der Zahn ähnelt dem I₁, allerdings ist die Krone labial in Richtung auf den I₃ verschmälert. Die Ausprägung der Wurzel entspricht derjenigen des I₁.

I₃ (Taf. 8, Fig. 3)

Material: 9 Exemplare (SMNS 45047, 45071–45072).

Die Gestalt des I₃ weicht von derjenigen der beiden anderen unteren Incisiven ab. Der Kronenumriß ist schiefdreieckig, die Außenseite konvex, die Innenseite abgeflacht und glatt. Die dem I₂ zugewandte Seite ist nach innen hochgebogen, die nach außen gerichtete Seite ist schneidenartig zugeschärft.

Incisivi sup.

Außer den dimensionellen Unterschieden liegt ein wesentlicher Unterschied zu den I sup. von *Hyotherium meissneri* und *Hyotherium soemmeringi* in der Ausprägung des I³.

I¹ (Taf. 5, Fig. 1)

Material: 25 Exemplare (SMNS 45040–45043).

Der I¹ ist der größte der oberen Incisiven, I² und I³ sind deutlich kleiner. Außen ist die Krone konvex, innen leicht konkav. An der umgebogenen Vorderseite ist eine stumpfe, an der Hinterseite eine schärfere Schneide ausgebildet. Das beim I¹ von *Hyotherium meissneri* prominente, den Kroneninnenrand basal auskleidende Cingulum fehlt meist völlig.

I² (Taf. 5, Fig. 2)

Material: 13 Exemplare (SMNS 45044–45055).

Der I² ähnelt morphologisch dem I¹, ist allerdings wesentlich kleiner. Es ist zu vermuten, daß sich unter den I² Exemplare des dI¹ verbergen.

I³ (Taf. 5, Fig. 3, 4)

Material: 14 Exemplare (SMNS 44987, 45046, 45047).

Der I³ hat eine unverwechselbare Gestalt, er ist einspitzig caniniform. Von labial her gesehen ist die Krone „hochdreieckig“ schlank, transversal komprimiert und mit einer vorderen und hinteren Schneidekante versehen. Der Zahn ist mehr oder weniger senkrecht im Intermaxillare inseriert (Taf. 5, Fig. 3). Der I³ von *Hyotherium meissneri* und *Hyotherium soemmeringi* ist dagegen typisch incisiviform.

Canini

Propalaeochoerus weist einen Sexualdimorphismus auf, der sich im wesentlichen auf die Gestalt der unteren Caninen bezieht. Die oberen Canini der beiden Geschlechter unterscheiden sich lediglich in den Dimensionen.

C inf. ♀ (Taf. 8, Fig. 5 u. Abb. 4, Fig. 2)

Material: 6 Exemplare (SMNS 45030, 45088 a–b, 45089).

Der untere weibliche Caninus ist im Vergleich zum männlichen Pendant ein schwacher, dolchförmiger, bewurzelter Zahn. An adulten, stark usierten Exemplaren ist die Pulpahöhle ganz geschlossen. Die allseitig von Schmelz bekleidete Krone hat einen verrucosen Querschnitt (Abb. 4, Fig. 2). Die Innenseite ist mehr oder weniger plan, die Außenseite leicht konvex, die Hinterseite ist senkrecht zur Unterkieferachse orientiert. Die vorliegenden Exemplare sind sämtlich apical usiert; mit zuneh-

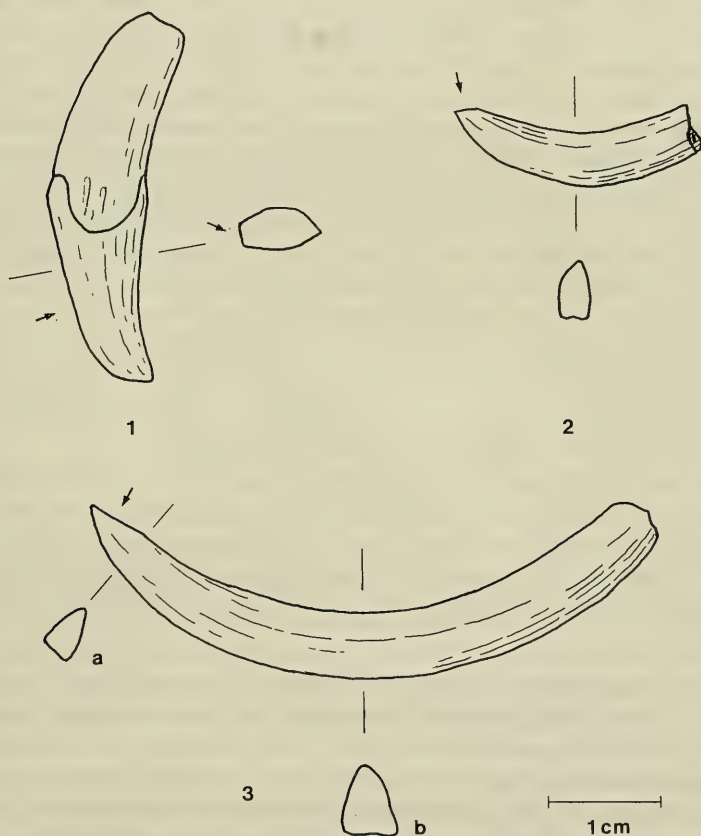


Abb. 4. Canini sup. und inf. von *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1974) aus der Karstspaltenfüllung Tomerdingen jeweils aus labialer Sicht und mit entsprechenden Querschnitten, Pfeil deutet auf den Usurschliff. — Ca. x2.

Fig. 1: C sin. sup. ♂, Querschnitt ca. in der Zahnkronenmitte; SMNS 45032.

Fig. 2: C sin. inf. ♀, Querschnitt ca. in der Zahnkronenmitte, verrucos; SMNS 45088a.

Fig. 3: C sin. inf. ♂, a) Querschnitt ca. 0,5 cm unterhalb der Zahnkronenspitze, b) in der Zahnkronenmitte, verrucos; SMNS 45029.

memdem Individualalter greift der Usurschliff mehr und mehr auf die distale Seite über. Die gebogene Wurzel hat einen gerundeten Querschnitt.

C. inf. ♂ (Taf. 8, Fig. 4 u. Abb. 4, Fig. 3)

Material: 1 vollständiges und 8 fragmentarische Exemplare (SMNS 45026–45029).

Der untere männliche Caninus ist ein kräftiger Hauer von verrucosum Querschnitt. Die Krone ist allseitig von Schmelz bedeckt. Das vollständigste Exemplar stammt von einem subadulten Eber, dies zeigt die nur geringfügige Usur der Hinterseite an. Die noch offene Pulpahöhle erklärt sich wahrscheinlich ebenso aus dem geringen Lebensalter des zugehörigen Individuums.

C sup. ♀ u. ♂ (Taf. 5, Fig. 5, 6 u. Abb. 4, Fig. 1)

Material: 3 weibl. und 8 männl. Exemplare (SMNS 45031–45034).

Die Canini sup. der männlichen und weiblichen Individuen entsprechen einander morphologisch. Die weiblichen (Taf. 5, Fig. 5) bleiben hinter den männlichen (Taf. 5, Fig. 6) in den Dimensionen zurück. Die Krone ist von der Seite gesehen länglich spitzdreieckig, transversal abgeflacht mit schneidenartig zugespitzter Vorder- und Hinterkante. Die Zahnkrone divergiert nur wenig nach außen. Die vorliegenden Zähne weisen einen mehr oder weniger intensiven mesialen Usurschliff auf; bisweilen sind sie auch apical usiert. Das Exemplar Taf. 5, Fig. 6 a–c zeigt den erwähnten Usurschliff besonders deutlich, es sind ferner parallele Scharen von Attritionsspuren (Taf. 5, Fig. 6b) erkennbar. Die älteren männlichen Exemplare zeigen eine dicke, lappenartig auf die linguale bzw. labiale Kronenseite reichende Zementanlagerung. Die Pulpahöhle des C sup. schließt sich offenbar erst bei sehr alten (senilen) Individuen (SMNS 45033 a) gänzlich.

Praemolares inf.

P₁ (Taf. 4, Fig. 1; Taf. 9, Fig. 1)

Material: 10 Exemplare (SMNS 20272, 45066 a–c, 45057 a–f).

Die Krone des P₁ hebt sich morphologisch von den übrigen P inf. deutlich ab. Sie ist „stiftförmig“ einspitzig, im apicalen Teil leicht nach innen gebogen und von einfacher, zierlicher Gestalt. Nach labial hin ist die Krone schwach konvex und nach lingual leicht konkav. Die vordere konvexe Schneide biegt nach lingual um, die distale ist konkav und verläuft mehr oder weniger gerade. Sämtliche Exemplare sind einwurzelig.

P₂ (Taf. 4, Fig. 1 und Taf. 9, Fig. 2) / P₃ (Taf. 4, Fig. 1 und Taf. 9, Fig. 3)

Material: P₂: 6 Exemplare (SMNS 20272, 45067 a–e); P₃: 15 Exemplare (SMNS 20272, 44988, 45060 a–e, 45064 a–g, 45065).

Die beiden Zahntypen unterscheiden sich in den Größenparametern Länge und Breite. Hinsichtlich der Kronenmorphologie entsprechen sie einander. Die Zähne sind einspitzig und von der Seite gesehen ungleichseitig dreieckig umrissen, d. h. die Kronenspitze ist aus der Zahnmitte nach vorn verlagert. Im hinteren Teil ist die Krone jeweils ein wenig verbreitert; an „frischen“ Zähnen ist labio-distal ein Schmelzwärzchen (?Talonidhöcker) entwickelt (Taf. 9, Fig. 3a). Die vordere Schneide und der apicale Teil der Krone sind deutlich nach lingual hin gebogen, während die konkave hintere Schneide gerade verläuft. Bei den P₂ treten bisweilen auch Exemplare mit ungeteilter, lediglich senkrecht gefurchter Wurzel auf (Taf. 9, Fig. 2), während sämtliche P₃ zweiwurzelig sind.

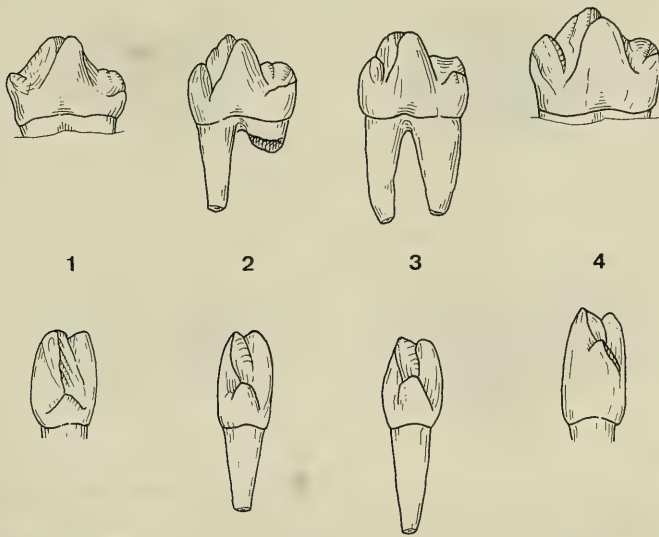


Abb. 5. Zusammenschau der P_4 von *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1974) (Fig. 1–3) und von *Palaeochoerus typus* POMEL (Fig. 4), sämtlich mit gut entwickeltem dreispitzigen Trigonid; von lingual (obere Reihe) und mesial (untere Reihe). — Ca. $\times 2$.
 Fig. 1: dext.; Caylux („Phosphorites du Quercy“); BMNH M 1835.
 Fig. 2: sin. (invers!), mit zweigespaltenem Hypoconid, disto-lingualer Höcker (Entoconid) unauffällig klein; Tomerdingen; SMNS 45039a.
 Fig. 3: sin. (invers!), Hypoconid ungespalten, disto-lingualer Höcker (Entoconid) prominent; Tomerdingen; SMNS 45036a.
 Fig. 4: dext., Romagnat (Allier), Metaconid apical ergänzt, morphologisch *Propalaeochoerus pusillus* bzw. *gergovianus* entsprechend, jedoch größer; BMNH 34961b.
 (Zeichnungen Winfried Hellmund)

P_4 (Taf. 9, Fig. 4, 5 und Abb. 5, Fig. 1–3)

Material: 15 Exemplare (SMNS 20272, 45035 a–c, 45036 a–g, 45039 a–c).

Der zweiwurzelige P_4 ist der massivste der unteren Prämolaren. Die Krone besteht im Unterschied zu *Hyotherium meissneri* und *Hyotherium soemmeringi* aus einem dreispitzigen Trigonid und einem zweispitzigen Talonidanhang (Abb. 5, Fig. 2, 3 u. Abb. 6, Fig. 3, 4). Protoconid und Metaconid sind etwa gleich hoch, das lingual gelegene Metaconid ist gegenüber dem Protoconid etwas nach hinten versetzt. Die beiden Höcker sind vorn durch eine seichte, senkrechte Kerbe voneinander getrennt. Das mesiale Paraconid ist nur etwa halb so hoch wie der Proto- bzw. Metaconidhöcker. Das Talonid ist im Vergleich zum Trigonid ein wenig verbreitert; labio-distal sitzt diesem ein prominentes Hypoconid auf. Der Hypoconidhöcker ist durch eine seicht zur Hinterseite des Protoconid hin einfallende Schneidekante mit diesem verbunden. Innerhalb der morphologischen Variabilität treten auch Exemplare auf, bei denen das Hypoconid in der Senkrechten zweigespalten ist (Taf. 9, Fig. 5 b, c). Meistens ist ein disto-lingualer, unauffällig kleiner Innenhöcker (Entoconid) entwickelt. Von labial betrachtet sind Trigonid und Talonid durch eine senkrechte Furche morphologisch voneinander abgesetzt (Taf. 9, Fig. 4b).

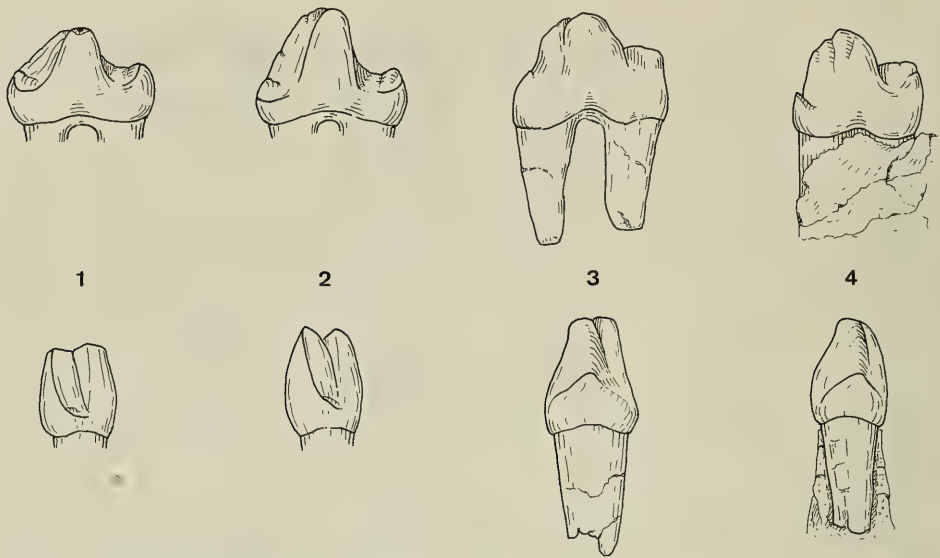


Abb. 6. Vergleich der P_4 von *Dubiotherium* n. g. *waterhousi* (POMEL) (Fig. 1–2) mit *Hyotherium meissneri* (v. MEYER) (Fig. 3 u. 4), von lingual (obere Reihe) und mesial (untere Reihe), sämtlich mit „zweispitzigem Trigonid“, d. h. ohne Paraconid. — Ca. $\times 2$.

Fig. 1: sin. (invers!), von der Typusmandibel, usiert!, mit nach außen konvexer, bogenförmig vom Protoconid zur antero-internen Ecke verlaufender vorderer Schneide; Pérignat (Allier); BMNH M 27789.

Fig. 2: dext., schwach usiert, nach Abguß gezeichnet; St. André; BSP 1968 I 240, Original Marseille 8794.

Fig. 3: dext., schwach usiert, mit prominentem Metaconid und starkem Talonidhöcker; Ulm-Westtangente; SMNS 44849.

Fig. 4: sin. (invers!), schwach usiert, mit undeutlichem Metaconid; SMNS 44833. (Zeichnungen Winfried Hellmund)

Molares inf.

M_1/M_2 (Taf. 10, Fig. 1, 2 u. 4)

Material: 71 Exemplare (SMNS 20272, 20273, 20274, 44991, 44998 a–j, 44999 a–h, 45000 a–h, 45001 a–g, 45002 a–f, 45003 a–d, 45004 a–h, 45005 a–j).

Die $M_{1/2}$ sind von ihrer Anzahl her besonders gut belegt. Da es sich vorwiegend um disartikulierte Einzelzähne handelt, ist eine getrennte metrische Erfassung der sich morphologisch völlig entsprechenden $M_{1/2}$ nicht möglich. Der Schmelz der vierhöckrigen Krone ist auch im „frischen“ Zustand (Zahnkeime) glatt, während er gerade an den Molaren von *Hyotherium meissneri* und *Hyotherium soemmeringi*, z. T. sogar noch im usierten Zustand, ein Chagrin erkennen läßt. Die beiden Höcker des Vorderlobus (Protoconid, Metaconid) übertreffen die beiden hinteren (Entoconid, Hypoconid) deutlich an Höhe. Die labialen Höcker sind im Unterschied zu den lingualen etwas nach vorn versetzt. Die vier Hügel sind durch ein transversales Quertal und ein sagittal verlaufendes Längstal voneinander getrennt. Ein Zentralhügel im Transversaltal zwischen den beiden Loben, wie er für *Hyotherium meissneri* und *Hyotherium soemmeringi* charakteristisch ist, ist hier nicht ausgebildet. Es ist aber ein Schmelzgrat erkennbar, der am Hypoconid entspringt und steil zum

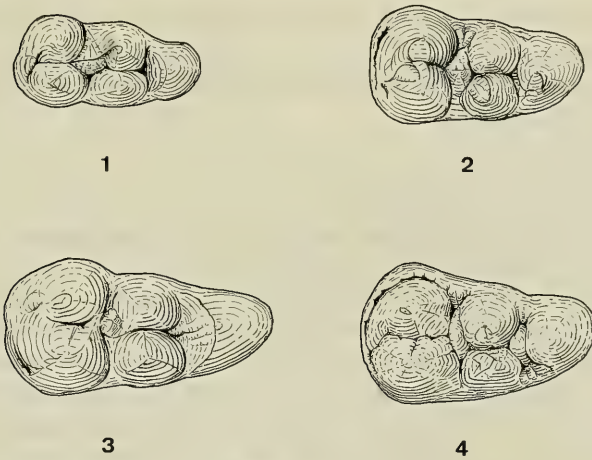


Abb. 7. Vergleich verschiedener M_3 (occlusal).

Fig. 1: *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1974), dext., mit Schmelzkante vom Hypoconid zum Metaconid verlaufend, ohne Verbindungshügel; Tomerdingen; SMNS 44991.

Fig. 2: *Palaeochoerus typus* POMEL, sin. (invers!), mit schwachem Zwischenhügel im Transversaltal zwischen I. und II. Lobus, ohne Verbindungshügel; Romagnat (Allier); BMNH 34961b.

Fig. 3: *Dubiotherium* n. g. *waterhousi* (POMEL), dext., (kombiniert nach M_3 sin. der Typusmandibel aus Pérignat, BMNH M 27789, und M_3 dext. eines Mandibelfragmentes aus St. André, Abguß BSP 1968 I 240), mit undeutlicher Knospe zwischen I. und II. Lobus und ohne Verbindungshügel.

Fig. 4: *Hyotherium meissneri* (v. MEYER), dext., sowohl mit gut entwickeltem Zwischen- als auch mit Verbindungshügel; Ulm-Westangente; SMNS 44841. (Zeichnungen Winfried Hellmund)

Hinterende (Basis) des Protoconids verläuft und das Transversaltal nach labial hin abschließt. An zunehmend usierten Exemplaren entsteht bisweilen der Eindruck, als sei hier ein Zwischenhöcker ausgebildet. Das mesiale Cingulum ist ausgesprochen wenig entwickelt, der bogenförmig verlaufende „Vorderarm“ des Metaconids verbindet sich mehr oder weniger deutlich mit diesem; das distale Cingulum besteht weitgehend nur aus einer prominenten Schmelzknospe, die das sagittale Längstal nach hinten abschließt.

Die $M_{1/2}$ sind zweiwurzellig, wobei die vorderen und hinteren Wurzeln jeweils ein Paar bilden.

M_3 (Taf. 10, Fig. 3, 4 und Abb. 7, Fig. 1)

Material: 20 Exemplare (SMNS 20272, 20273, 44991, 44992 a–f, 44993 a–d, 44994 a–d, 44995).

Die Krone des M_3 setzt sich aus drei Loben zusammen; sie verjüngt sich nach distal. Die beiden ersten Loben entsprechen morphologisch denen der $M_{1/2}$ (vgl. weiter oben). Zusätzlich ist ein Talonidanhang mit einer Hypoconulidspitze ausgebildet (Taf. 10, Fig. 4); innerhalb der Variabilität treten untergeordnet auch Exemplare (ca. 10%) auf, bei denen das Hypoconulid durch eine Furche in zwei ungleich große Höcker zweigeteilt ist; der lingual gelegene ist dabei der kleinere. Der Talonidanhang schließt sich unmittelbar an den zweiten Lobus an, ein Verbindungshügel

wie bei *Hyotherium meissneri* (Abb. 7, Fig. 4) und *Hyotherium soemmeringi* ist nicht ausgebildet.

Sowohl unter dem vordersten als auch unter dem II. und III. Lobus sind die Wurzeln miteinander verwachsen.

Praemolares sup.

P¹⁻³ (Taf. 6, Fig. 1 und 2; Taf. 7, Fig. 1)

Material: P²: 4 Exemplare (SMNS 45058 a–d). – P³: 20 Exemplare (SMNS 44985, 45021, 45059 a–b, 45061 a–c, 45062 a–e, 45063 a–h). Keine P¹.

Die oberen P²⁻³ entsprechen einander im Grundbauplan; sie unterscheiden sich vorwiegend in den vom P¹ zum P³ zunehmenden Größenparametern (Länge, Breite), in der fortgeschritteneren, deutlicheren Talonbildung und in der prominenten Ausprägung des palatinalen Cingulums. Dieses Cingulum ist besonders an den P³, etwa auf halber Zahnlänge, girlandenartig erhöht, und der Talon springt besonders weit nach palatinal vor. Von der Seite gesehen sind die einspitzigen P²⁻³ mehr oder weniger gleichseitig dreieckig umrissen. An der Hauptspitze entspringt eine vordere und eine hintere Schneidekante, die vordere ist auf die antero-interne Ecke, die hintere auf die labio-distale Ecke der Zahnkrone gerichtet. Die Zähne sind sämtlich zweiwurzellig, die stärkere der beiden Wurzeln befindet sich unter dem Talon.

P⁴ (Taf. 6, Fig. 3, 4, 5; Taf. 7, Fig. 1)

Material: 20 Exemplare (SMNS 44985, 44996 a–c, 44997 a–f, 45021, 45037 a–c, 45038 a–f).

Der Zahnkronenumriß des P⁴ kommt einem der Länge nach gestreckten Hufeisen gleich. Im mesialen Teil ist die Krone bisweilen leicht konkav, im distalen konvex. Die Morphologie ist ausgesprochen variabel. Etwa 60% der Exemplare weisen neben dem einspitzigen Innenhöcker einen ungleichmäßig zweigespaltenen Außenhöcker auf; hierbei übertrifft der insgesamt prominentere, mehr nach vorn gelegene den hinteren deutlich an Höhe (Taf. 6, Fig. 5 und Taf. 7, Fig. 1). Bei etwa 20% der P⁴ sind die beiden Außenhöcker nahezu gleichstark (Taf. 6, Fig. 4), weitere 20% besitzen einen völlig ungeteilten Außenhöcker (Taf. 6, Fig. 3).*)

Das basale Cingulum ist ebenfalls sehr variabel; bei etwa 55% der Exemplare dünnt es auf der palatinalen Seite aus, während es bei etwa 35% kontinuierlich auch die mesiale Seite umgibt; bei den restlichen Exemplaren sind die Übergänge fließend. Die Labialseite bleibt generell ohne Cingulum; jeweils dort, wo es endet, ist es gleichsam girlandenartig zu einem Schmelzspitzchen erhöht. Im Bereich des Vorder- bzw. Hinterendes des sagittal ausgerichteten Tales zwischen den Haupthöckern ragt bei ca. der Hälfte der Exemplare vom Cingulum her ein Schmelzknöspchen nach innen vor (Taf. 6, Fig. 3 a). Bei den übrigen Exemplaren ist es nicht ausgebildet (Taf. 6, Fig. 5 a). Das zwischen den Haupthöckern sagittal verlaufende Tal wird durch einen von der Spitze des Innenhöckers bogenförmig zum vorderen Außenhöcker verlaufenden Schmelzgrat abgeschlossen.

Die P⁴ sind dreiwurzellig, zwei etwa gleichstarke Wurzeln befinden sich unter dem bzw. den Außenhöckern, die palatinal gelegene Wurzel ist plumper und stärker.

*) Aufgrund des ungespaltenen Außenhöckers am P⁴ hatte POMEL 1853 die Species „*Palaeochoerus suillus*“ (vgl. S. 8–9) gegründet. Das Material aus Tomerdingen belegt eindrücklich, daß dieses Merkmal diagnostisch nicht verwertbar ist.

Molares sup.**M¹/M²** (Taf. 6, Fig. 6, 7; Taf. 7, Fig. 1)

Material: 61 Exemplare (SMNS 44985, 45015 a–m, 45016 a–l, 45017 a–h, 45018 a–d, 45019 a–j, 45020 a–h, 45021, 45124 a–b).

Die M^{1/2} und die dP⁴ (s. dort) haben einen einander entsprechenden Bauplan. Der Milchmolar (dP⁴) ist an seinen geringeren Dimensionen, an der stärker brachyodonten Krone und dem dünneren Schmelz erkennbar. Die M^{1/2} sind nur als „in situ Exemplare“ zuverlässig voneinander trennbar. Der Schmelz der M sup. ist im Unterschied zu den *Hyotherien*arten auffallend glatt. Die Krone ist viereckig, ihr sitzen vier mamelonenförmige Höcker auf, die beiden Außenhöcker sind gegenüber den Innenhöckern etwas erhöht und ein wenig nach vorn gerückt. Ein Zentralhügel, wie er bei *Hyotherium meissneri* und *Hyotherium soemmeringi* stets entwickelt ist, fehlt. Frische und wenig usierte Exemplare lassen statt dessen einen vom Hypoconus in Richtung Paraconus verlaufenden Schmelzgrat erkennen. Dieser Grat ist im Schnittpunkt des sagittalen und transversalen Tales besonders prominent; im usierten Zustand täuscht er einen wenig entwickelten Zentralhügel vor. Die am Protoconus beginnende und schräg nach vorn zum Paraconus gerichtete Kante ist deutlicher als bei den *Hyotherien*arten entwickelt. Das basale Cingulum nimmt die mesiale Seite ein; das Hintercingulum entspringt an der Hypoconusspitze und verläuft in einem Bogen basalwärts um den Metaconus herum, bisweilen reicht es auch bis zur halben Zahnlänge nach vorn.

Die Innenwurzeln sind bei sämtlichen Exemplaren verwachsen, die äußeren sind getrennt und weit auseinandergespreizt. Beim evoluierten *Palaeochoerus typus* (Holotypus) sind die Innenwurzeln der M sup. dagegen in der unteren Hälfte gespalten. *Hyotherium meissneri* und *Hyotherium soemmeringi* weisen jeweils vier der Länge nach getrennte, divergierende Wurzeln auf.

M³ (Taf. 6, Fig. 8)

Material: 21 Exemplare (SMNS 17247, 45021, 45022 a–f, 45023 a–d, 45024 a–f, 45025 a–c).

Im Unterschied zu den übrigen beiden Molaren verjüngt sich die Krone des M³ zunehmend nach distal. Die ersten beiden Loben entsprechen morphologisch denen der M^{1/2}. Der Talon ist sehr wenig entwickelt und geht über ein gut ausgebildetes Hintercingulum nicht hinaus. Unter dem Paraconus ist eine einzelne Wurzel ausgebildet, während die übrigen zu einer massiven Wurzel zusammengewachsen sind.

Propalaeochoerus leptodon (POMEL 1848)1846 *Anthracotherium minimum* CUVIER. — POMEL, S. 56.*1848 *Sus leptodon*. — POMEL, S. 160.1858 *Anthracotherium minimum* CUVIER. — SISMONDA et al., S. 162.1861 *Anthracotherium minimum* CUVIER. — GASTALDI, S. 39, Taf. 8, Fig. 1–10.1884 *Sus leptodon* POMEL. — TELLER, S. 62.1899 *Palaeochoerus leptodon* (POMEL). — STEHLIN, S. 33, 37, 43.1900 *Palaeochoerus* (*Propalaeochoerus*) *leptodon* (POMEL). — STEHLIN, Taf. 3, Fig. 22–23, Taf. 5, Fig. 3.1927 *Palaeochoerus leptodon* (POMEL). — DAL PIAZ, S. 1361–1368.1929 *Propalaeochoerus leptodon* (POMEL). — DAL PIAZ, S. 96–97.1929 *Propalaeochoerus leptodon* (POMEL). — DAL PIAZ, S. 910.1930 *Propalaeochoerus leptodon* (POMEL). — DAL PIAZ, Fig. 15–16.1971 *Propalaeochoerus leptodon* (POMEL). — SCHMIDT-KITTLER, S. 154.

Holotypus: Mandibularfragment dext. mit M_{1-3} , Talonid des M_3 fehlt; M_1 antero-intern beschädigt (abgebildet in GASTALDI 1861, Taf. 8, Fig. 8–10).

Fundort: Cadibona bei Savona (Ligurien).

Stratigr. Alter: Oberoligozän (nach DAL PIAZ 1927: 1363 gemeinsam mit *Microbunodon minus* CUVIER vorkommend).

Aufbewahrung: nach freundlicher Auskunft von Frau Dr. F. CAMPANINO (Turin) werden der Holotypus sowie spätere Funde im Museo dell' Istituto Geologico della R. Università di Torino aufbewahrt.

Die Speciesbezeichnung „*leptodon*“ (*Sus leptodon*) ist von POMEL (1848: 160) erstmalig für ein Taxon aus Cadibona (Ligurien, NW-Italien) aufgestellt worden. Aus dieser Lokalität waren ferner auch Anthracotheriiden bekannt geworden.

Der ursprüngliche Finder, GASTALDI (1861), hat das betreffende Material in seiner Gesamtheit *Anthracotherium minimum* CUVIER zugewiesen. STEHLIN (1899: 33, 37, 43) stellte aber später zumindest einen Teil zu *Palaeochoerus* (*Propalaeochoerus*).

DAL PIAZ (1927: 1363, Textfig. a–b) ordnete eine Mandibel dext. mit P_3 – M_3 , die bereits von GASTALDI (1861, Taf. 8, Fig. 1–3) abgebildet und als *Anthracotherium minimum* CUVIER bezeichnet worden war, *Palaeochoerus* POMEL zu. Er folgte in dieser Hinsicht STEHLIN (1899: 43).

Als bislang nicht veröffentlichtes Material bezeichnet DAL PIAZ (l.c.) einen Mandibelast dext. mit P_4 – M_3 ; einen weiteren linken Mandibelast mit M_1 , isoliertem linken Teil des M_2 , P_4 und M_3 , sowie einen isolierten C sin. inf. (abgebildet in GASTALDI 1861, Taf. 8, Fig. 6 und DAL PIAZ l.c., Textfig. c). Ferner ist die Rede von einem I_2 (?) sin. (GASTALDI, Taf. 8, Fig. 5). Hinsichtlich des oben erwähnten Eckzahnes handelt es sich, soweit dies aus der genannten Textfigur ersichtlich ist, wohl eher um einen C sup.

Der Erhaltungszustand läßt weder eine Anfertigung von Abgüssen noch eine Ausleihe des Materials zu. Eine abschließende Beurteilung der Species ist mir daher derzeit nicht möglich.

Nach den mir vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen aus der Literatur läßt sich unter Vorbehalt jedoch folgendes feststellen. Die betreffenden Exemplare gehören höchstwahrscheinlich zum Genus *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899, wenngleich der zweifelsfreie Nachweis in Ermangelung von Oberkieferbezahnungen (M sup. mit verwachsenen Innenwurzeln) nicht zu erbringen ist. Für die Zuweisung zu *Propalaeochoerus* spricht jedoch die von DAL PIAZ gegebene Beschreibung des M_3 (l.c., 1364–1365) sowie die entsprechende Skizze (Textfig. b, occlusal). Der M_3 weist hiernach im Transversaltal zwischen I. und II. Lobus eine Schmelzkannte anstelle einer „angedeuteten“ Schmelzknospe auf, wie dies der M_3 sin. von *Palaeochoerus typus* aus Romagnat (Allier) zeigt (vgl. Abb. 7, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 2).

Hinsichtlich der Größenparameter (entsprechende Tabelle in DAL PIAZ 1927: 1364) ist auch hier kein eindeutiger Aufschluß zu erlangen, da z. B. die größten Exemplare von *Propalaeochoerus gergovianus* aus den „Phosphorites du Quercy“ nicht immer zweifelsfrei von *Palaeochoerus typus* zu unterscheiden sind (vgl. Größendiagramme). Eine Zuweisung zu *Propalaeochoerus pusillus* scheidet wegen dessen geringeren L/B-Verhältnissen aus.

Ob es sich nun bei *Propalaeochoerus leptodon* (POMEL 1848) um ein valides Taxon handelt, oder ob dieses möglicherweise als jüngerer Synonym von *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET 1846) anzusehen ist, kann erst nach Kenntnisnahme des Originalmaterials definitiv entschieden werden.

„*Palaeochoerus minus*“ GOLPE-POSSE 1972
und „*Palaeochoerus giganteus*“ GOLPE-POSSE 1972

GOLPE-POSSE (1972: 118) hat seinerzeit „*Palaeochoerus minus*“ [grammatikalisch korrekt wäre eigentlich *P. minor*] aus dem Burdigal (MN 3–5) von El Canyet (Spanien) beschrieben. Bei dem Holotypus (l.c., Taf. 5, Fig. 5a) handelt es sich um ein Maxillarfragment sin. mit P^4 - M^2 (IPS 1417, Abguß SMNS 45436); bei dem isolierten M^3 aus derselben Fundstelle, den GOLPE-POSSE ebenfalls zu dieser Species zählt, handelt es sich nicht um ein rechtes, sondern um ein linkes Exemplar. Außerdem ist es GOLPE-POSSE offensichtlich entgangen, daß dieser M^3 unzweifelhaft zum Maxillarfragment des oben erwähnten Holotypus gehört. Die Paßstellen sind selbst am Abguß deutlich auszumachen. Schließlich wird noch ein Mandibelfragment dext. mit M_{1-3} (l.c., Taf. 4b) aus Can Canals der vermeintlich neuen Art „*Palaeochoerus minus*“ zugeordnet. Die oben erwähnten Zähne weisen jeweils entgegen den Ausführungen von GOLPE-POSSE (1972: 118) deutlich geringere Größenparameter auf als die von *Palaeochoerus typus* (vgl. Typusmaxillare Inv.-Nr. SrG 683 und Cranium BMNH 34961a), und sie sind auch nicht kleiner als die von „*Palaeochoerus aureliensis*“ [= *Aureliachoerus aurelianus* (STEHLIN) GINSBURG], sondern liegen vielmehr in der Größenvariabilität entsprechender Funde aus Wintershof-West (MN 3) und Petersbuch 2 (MN 4a). Schließlich sprechen sowohl die getrennten Innenwurzeln der M sup. (IPS 1417, IPS 1421) – ein Merkmal, das allerdings auch *Palaeochoerus typus* aufweist – als auch die Morphologie der M inf. mit den deutlichen Zwischenhügeln (Schmelzknospen) dafür, daß es sich hier um *Aureliachoerus aureliensis* handelt.

Die Species „*Palaeochoerus giganteus*“ GOLPE-POSSE (1972: 118) beruht auf einem einzigen (!) M^2 sin. (Holotypus IPS 1184; l.c., Taf. 1, Fig. 1c) aus Can Canals. Sieht man einmal davon ab, daß es gerade bei den Suina wenig Sinn hat, auf einem einzigen Zahn und dann noch auf einem Molaren, bei dem die Ausbildung der Wurzeln unbekannt ist, eine Species zu gründen, so scheint es sich nach der dürftigen Diagnose und der Abbildung lediglich um einen Molaren sup. eines *Hyotherium* sp. zu handeln. In der Lokalität Can Canals sind also offenbar wie in Baigneaux-en-Beauce (vgl. HEIZMANN et al. 1980: 8) *Aureliachoerus aurelianus* und *Hyotherium* (? *soemmeringi*) nebeneinander vorgekommen.

Ordnung Artiodactyla OWEN 1848
Unterordnung Suina GRAY 1868
Überfamilie Suoidea COPE 1887
Familie Suidae GRAY 1821
Unterfamilie Hyotheriinae COPE 1888

Genus *Dubiotherium* n. g.

Typusart: *Dubiotherium waterhousi* (POMEL 1853); Monotypie.

Derivatio nominis: dubius (lat.) – ungewiß, unsicher, unentschieden; therion (gr., neutr.) = (wildes) Tier, Geschöpf.

Diagnose. – Siehe *Dubiotherium waterhousi*.

Dubiotherium n. g. *waterhousi* (POMEL 1853)

Taf. 3, Fig. 1–2

- v *1853 *Palaeochoerus Waterhousii*. — POMEL, S. 122–123.
- v 1859 *Palaeochoerus Waterhousii*. — GERVAIS, S. 184.
- v 1885 *Hyotherium waterhousei*. — LYDEKKER, S. 257 (Inv.-Nr. BMNH 27789).
- v 1951 *Propalaeochoerus gergovianus waterhousii*. — LAVOCAT, S. 128–129, Taf. 20, Fig. 5.
- v 1971 *Propalaeochoerus waterhousi* (POMEL)/*Palaeochoerus waterhousi* (POMEL). — SCHMIDT-KITTLER, S. 154, 162–163, Abb. 17.
- v 1974 *Palaeochoerus waterhousi* (POMEL). — GINSBURG, S. 62.

Holotypus: Mandibelfragment sin. mit Bruchrest des P_1 , P_2 (fragm.), P_3 – M_3 (abgebildet in vorliegender Arbeit Taf. 3, Fig. 1).

Fundort: „Terrain tert. à Pérignat“.

Stratigr. Alter: nicht bekannt, (?) MP 26 (Mas de Pauffié, Oberoligozän).

Aufbewahrung: British Museum, Natural History (BMNH 27789); Abguß im SMNS (Inv.-Nr. 45562).

Zugeordnetes Material: Mandibelfragment dext. aus St. André (= MP 26), Abguß in der BSP 1968 I 240 (Taf. 3, Fig. 2a–d).

Anmerkung: Die von GOLPE-POSSE (1974: 18, 22, 31) mitgeteilten Vorkommen von „*Palaeochoerus waterhousi*“ POMEL in Sineu (Mallorca), Niveau von Hoogsbutsel = MP 21; Casa de la Vega (Niveau von Cetina de Aragon = MN 2b) und Les Cases de la Valenciana (La Romieu) konnten in Ermangelung des entsprechenden Originalmaterials nicht überprüft werden. Entsprechendes gilt auch für einen M_3 und ein Fragment eines M_2 von „*Palaeochoerus* aff. *waterhousi*“ POMEL aus Vieux-Collonges (= MN 4b) (MEIN 1958: 91).

Historisches. — Die Species *Palaeochoerus waterhousi* wurde von POMEL (1853: 122, 123) eingeführt (*Palaeochoerus Waterhousii*). Während hierbei die Beschreibung der Oberkieferbezahnung mit einem Satz ausgesprochen kurz ausfällt, ist die Charakterisierung des zugrundeliegenden Unterkiefers ausführlicher und der damaligen Praxis entsprechend ausgefallen; eine Abbildung des betreffenden Fossils ist jedoch wie so oft unterblieben.

Über die systematische Stellung, die Genuszugehörigkeit, bis hin zur Frage, ob die Species überhaupt weiterhin Bestand haben soll, gingen die Meinungen der Autoren in den letzten Jahren auseinander (z. B. LAVOCAT 1951: 257, GINSBURG 1974: 62), da der zugehörige Holotypus nicht mehr zweifelsfrei identifiziert werden könne.

Meine Nachforschungen im BMNH haben ergeben, daß es sich bei der linken Mandibel (LYDEKKER-Katalog 1885: 227, Nr. 27789) mit größter Wahrscheinlichkeit um den Holotypus von *Palaeochoerus waterhousi* handelt. Die Beschreibung, die POMEL (1853: 122–123) für die Unterkieferzahnreihe gibt, paßt genau zu dem oben genannten Fundstück. Die erwähnten Zähne sind bis auf den vordersten Prämolaren, der mittlerweile durch einen Bruch des tragenden Sedimentes teilweise verloren gegangen ist, vorhanden (Taf. 3, Fig. 1a–b). Ein undeutlicher, bei POMEL nicht erwähnter Bruchrest des Caninus deutet auf ein weibliches Individuum hin.

Meine Auffassung hinsichtlich der Identifizierung des Holotypus wird schließlich durch POMELS Angabe „Coll. Croiz. à Londres“ gestützt, denn LYDEKKER (1885: 257) vermerkt ebenfalls, daß die in Rede stehende Mandibel aus der „Croizet Collection“ stammt und 1848 erworben wurde.

Ungeklärt bleiben die unterschiedlichen, widersprüchlichen Fundortangaben in POMEL (1853: 123) „Terrain tert. à Pérignat“ und in LYDEKKER (1885: 257) Sauvetat (Puy-de-Dome). Dem erstbeschreibenden Autor POMEL sollte hier hinsichtlich der Fundortangabe die Präferenz gegeben werden. Anzumerken ist, daß die betreffenden Lokalitäten nur etwa 12 Kilometer Luftlinie voneinander entfernt liegen (vgl. Abb. 3).

Diagnose. — In den Dimensionen *Palaeochoerus typus* POMEL 1847 übertreffend, Dimensionen wie ein durchschnittliches Exemplar von *Hyotherium meissneri* (v. MEYER) aus „Ulm-Westtangente“, Schmelz der Molaren senkrecht gerieft wie bei *Hyotherium*. P_3 einspitzig, in Seitenansicht mehr oder weniger gleichseitig dreieckig umrissen, Krone leicht nach innen gebogen, ohne Talonid, entspricht morphologisch dem P_3 der *Propalaeochoerus*-Arten; P_4 ohne Paraconid, mit bogenförmig vom Protoconid zur antero-lingualen Ecke verlaufender Schneidekante (Taf. 3, Fig. 2a–c); Protoconid und Metaconid gleichermaßen prominent, Talonid mit deutlichem Außenhöcker (Hypoconid) und ohne Innenhöcker (Abb. 6, Fig. 1, 2); $M_{1/2}$ mit mehr oder weniger deutlichem Zentrilhügel und prominenter Schmelzknospe auf dem distalen Cingulum (Anm.: das Typusexemplar gibt keinen eindeutigen Aufschluß mehr über die Beschaffenheit der Wurzeln); M_3 ohne Verbindungshügel zwischen dem II. Lobus und dem Talonidanhang (Abb. 7, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 2d), Hypoconulid zweigespalten.

Diskussion. — Die vorliegende Mandibel läßt sich nicht eindeutig einer der bekannten Genera (*Propalaeochoerus* STEHLIN 1899, *Palaeochoerus* POMEL 1847, *Hyotherium* v. MEYER 1834) zuweisen. Sie besitzt zum Teil Merkmale von *Propalaeochoerus*/*Palaeochoerus* (z. B. Gestalt des P_3 ; distaler Teil des P_4), während das Fehlen des Paraconids am P_4 (Taf. 3, Fig. 2a–c) ein Merkmal von *Hyotherium* ist.

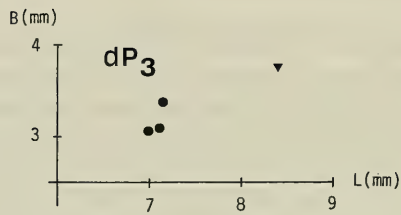
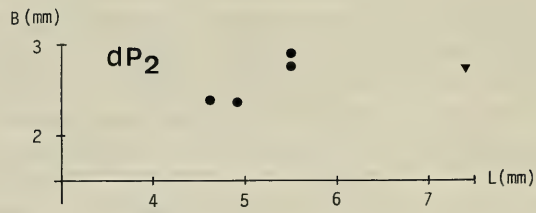
Die Kronen der $M_{1/2}$ mit den Zwischenhügeln entsprechen morphologisch eher denen von *Hyotherium*. Dies gilt auch für die beiden vorderen Loben des M_3 (Abb. 7, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 2a, d). Zweigespaltene Hypoconulidhöcker wie am vorliegenden Exemplar kommen bisweilen bei *Propalaeochoerus pusillus* aus Tomerdingen innerhalb der Variabilität vor; die Zähne aus Tomerdingen haben aber insgesamt geringere Dimensionen, es fehlen diesen die Zwischenhügel, und der Schmelz ist stets glatt.

Besonders die folgende auffällige Merkmalskombination ließ es angezeigt erscheinen, der Art ein neues Genus einzuräumen: P_4 morphologisch stark verschieden von *Hyotherium* und *Propalaeochoerus* (ohne Paraconid und mit bogenförmiger Kante vom Protoconid zur antero-internen Ecke, s. Abb. 6, Fig. 1–2, Talonidanhang wie bei *Propalaeochoerus* bzw. *Palaeochoerus*), M inf. mit mehr oder weniger gut entwickelten Zwischenhügeln.

Die Bestätigung des Gesagten wird schließlich durch ein Mandibelfragment mit P_4 - M_3 dext. (Abguß BSP 1968 I 240) untermauert (Taf. 3, Fig. 2); von diesem Exemplar hatte seinerzeit SCHMIDT-KITTLER (1971: 163, Abb. 17) den P_4 dext. unter der Bezeichnung „*Palaeochoerus waterhousi* (POMEL)“ abgebildet. Das zugehörige Mandibelfragment stammt aus St. André, einer Fundstelle, die mit dem Referenzniveau „Mas de Pauffié“ (= MP 26, Oberoligozän) korreliert wird (SCHMIDT-KITTLER, ed. 1987). Sowohl die Morphologie des P_4 dext., der im Unterschied zum Holotypus kaum usiert ist, als auch die Morphologie der M_{2-3} (M_1 ist fragmentär) entsprechen der Typusmandibel aus Pérignat (Taf. 3, Fig. 1 und Abb. 6, Fig. 1).

Neben den erläuterten Unterschieden im Detail rechtfertigen die Übereinstimmungen mit *Hyotherium meissneri* (v. MEYER 1829) eine vorläufige Zuweisung zur Subfamilie Hyotheriinae COPE 1888 und damit zur Familie Suidae GRAY 1821.

Da das stratigraphische Alter der Fundstelle Pérignat nicht bekannt ist, wird ihr in Analogie zum Vorkommen von *Dubiotherium* n. g. *waterhousi* in St. André unter Vorbehalt ein oberoligozänes Alter (? MP 26) zugeschrieben.



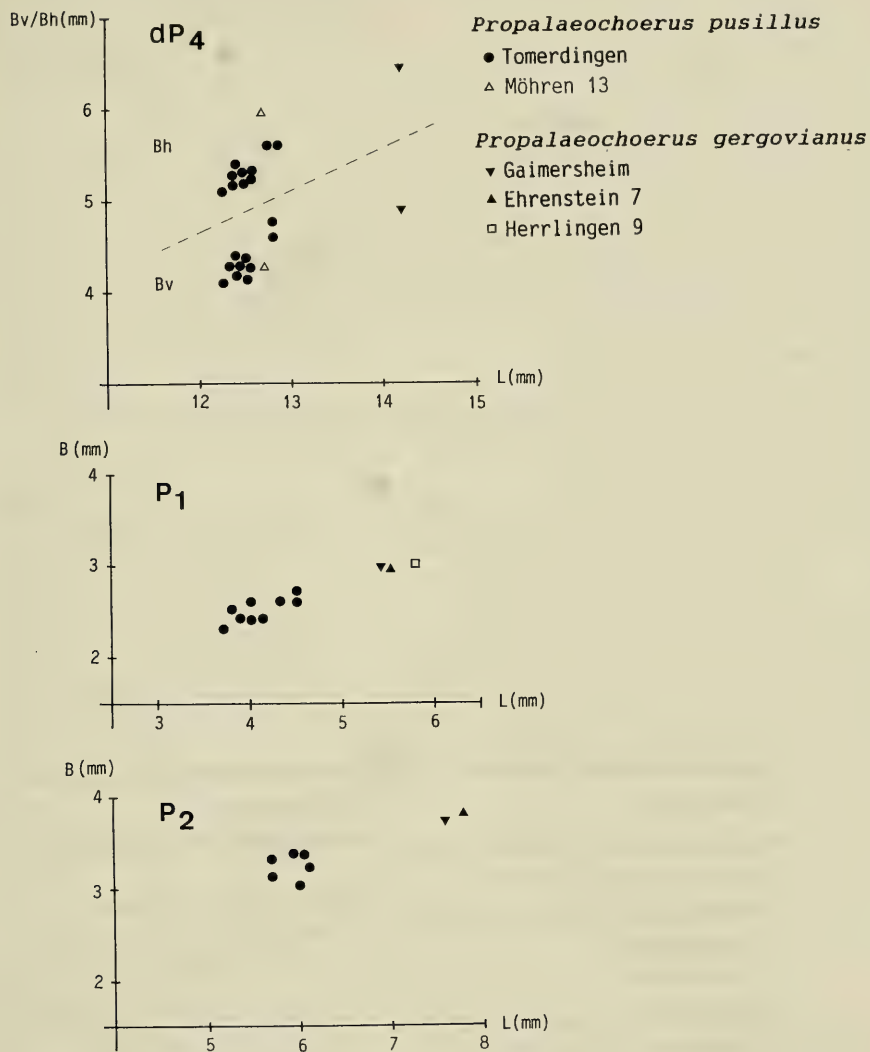
Propalaeochoerus pusillus

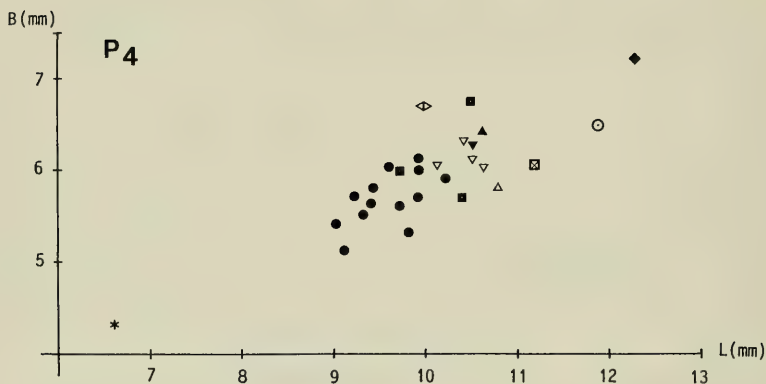
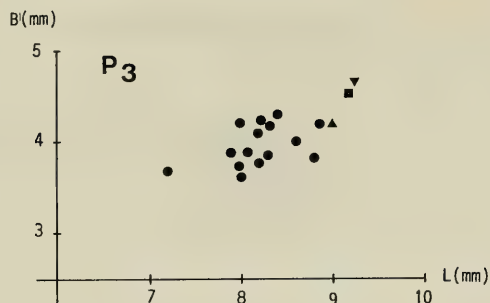
• Tomerdingen

Propalaeochoerus gergovianus

▼ Gaimersheim

Abb. 8–9. Größendiagramme von dP_2 und dP_3 .

Abb. 10–12. Größendiagramme von dP₄, P₁ und P₂.



Propalaeochoerus paronae

* Monteviale

Propalaeochoerus gergovianus

■ "Phosphorites du Quercy"

◇ Montagne de Gergovie (Holotypus)

▼ Gaimersheim

▽ Gunzenheim

▲ Ehrenstein 7

◆ Dvërce

⊠ Etampes

△ Möhren 13

Propalaeochoerus pusillus

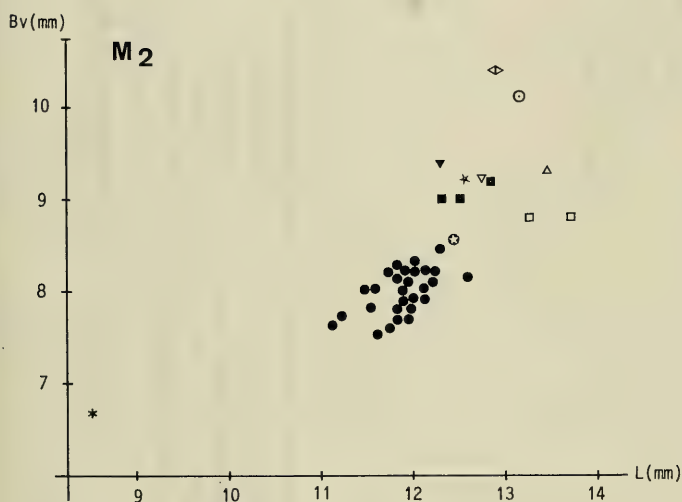
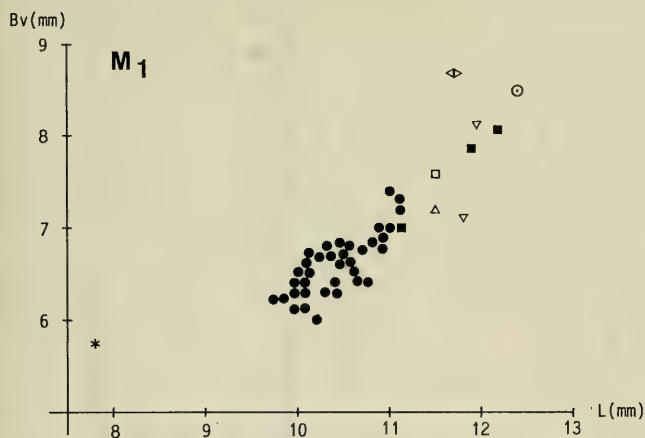
● Tomerdingen

■ "Phosphorites du Quercy"

Palaeochoerus typus

○ Romagnat

Abb. 13–14. Größendiagramme von P₃ und P₄.

*Propalaeochoerus paronae*

* Monteviale

Propalaeochoerus pusillus

• Tomerdingen

■ "Phosphorites du Quercy"

Propalaeochoerus cf. *gergovianus*

⊙ Eggingen-Mittelhart

* Eggingen-"Altfunde"

Propalaeochoerus gergovianus

◊ Montagne de Gergovie (Holotypus)

■ "Phosphorites du Quercy"

▼ Galmersheim

▽ Gunzenheim

□ Herrlingen 9

△ Möhren 13

Palaeochoerus typus

⊙ Romagnat

Abb. 15-16. Größendiagramme von M_1 und M_2 .

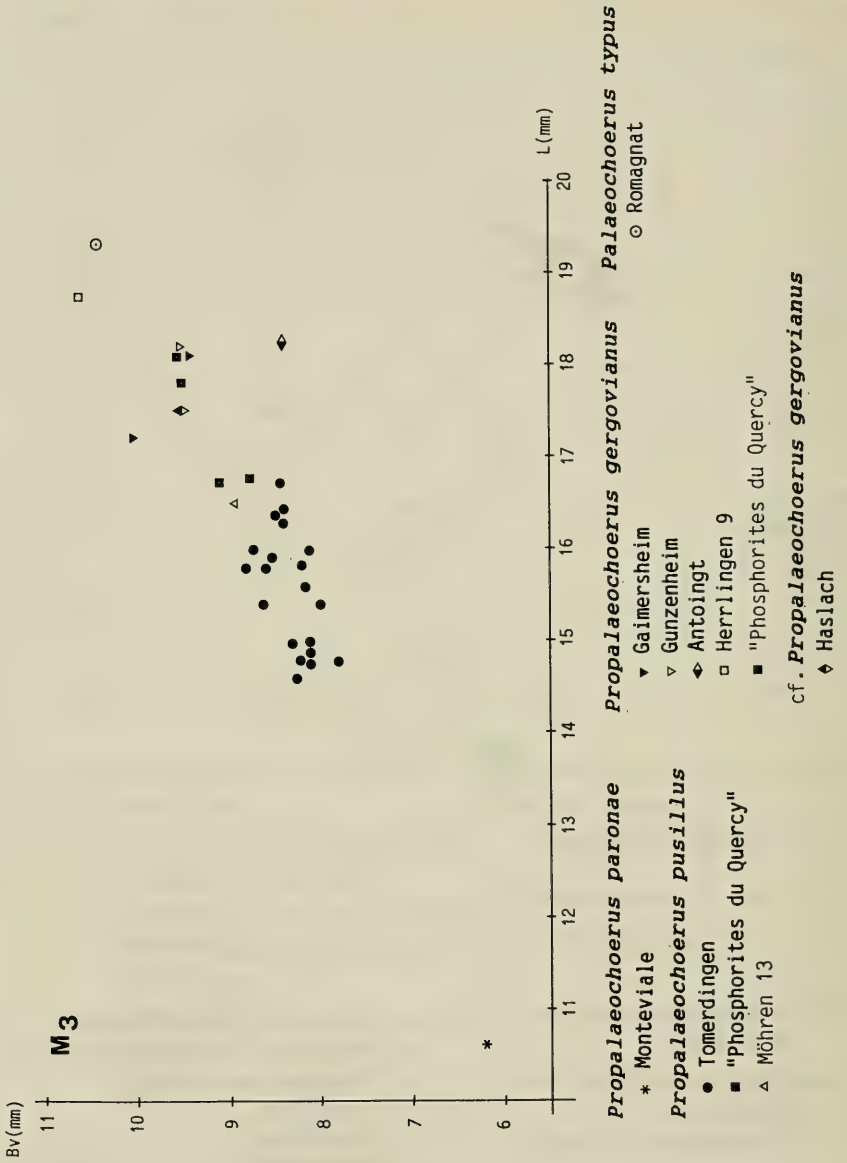


Abb. 17. Größendiagramm von M₃.

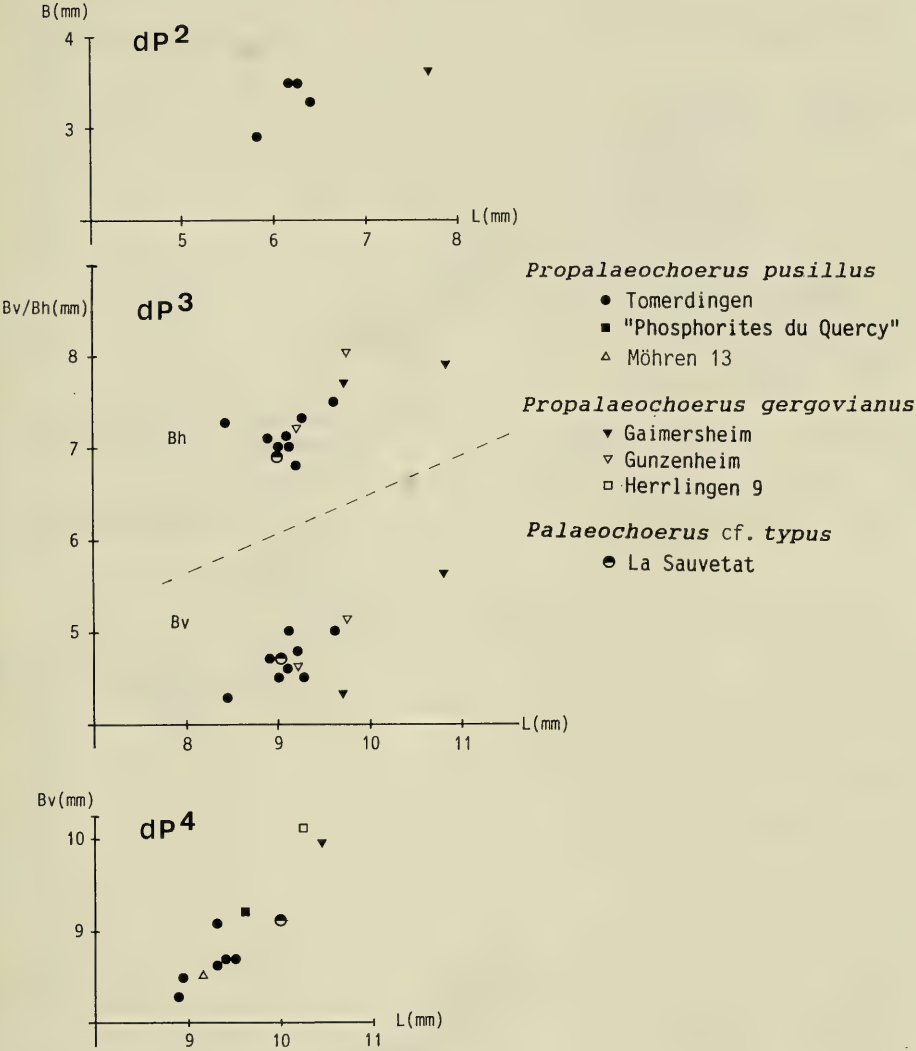


Abb. 18-20. Größendiagramme von dp2, dp3 und dp4.

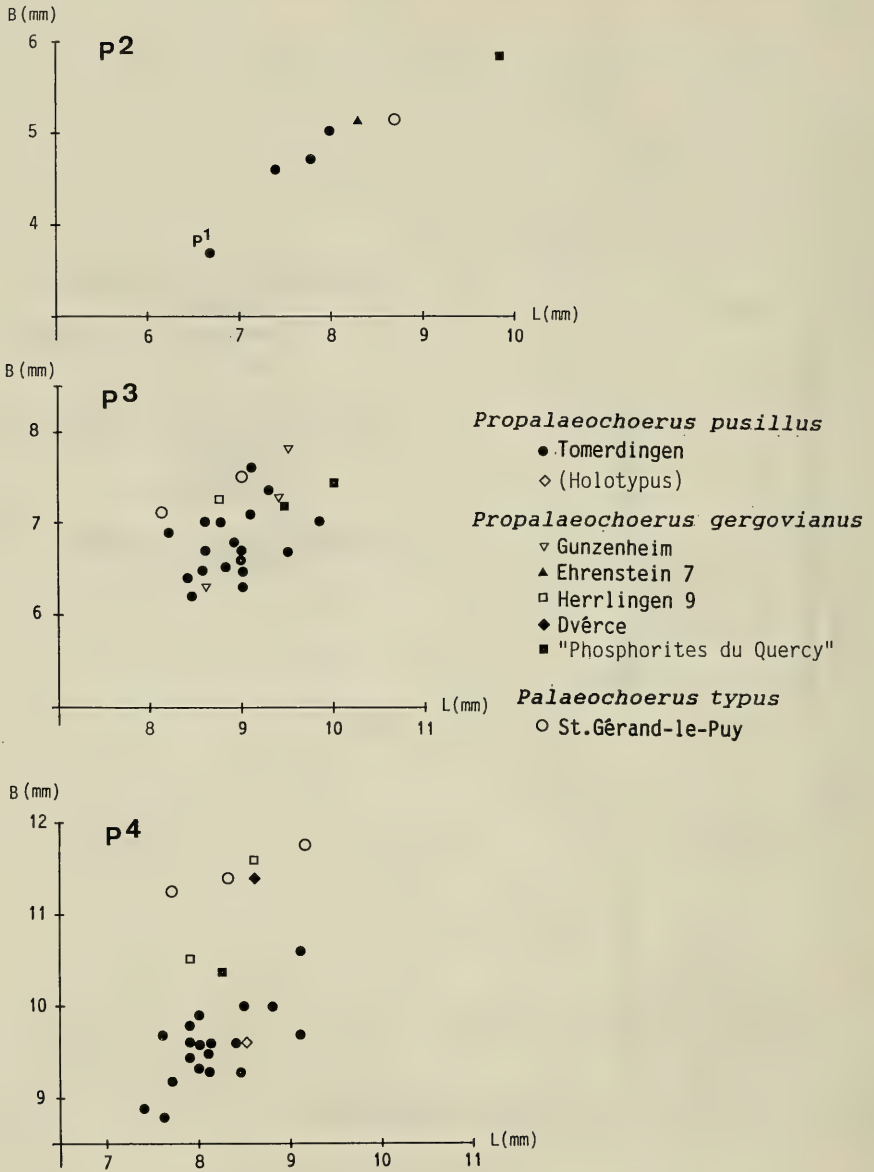


Abb. 21–23. Größendiagramme von P², P³ und P⁴.

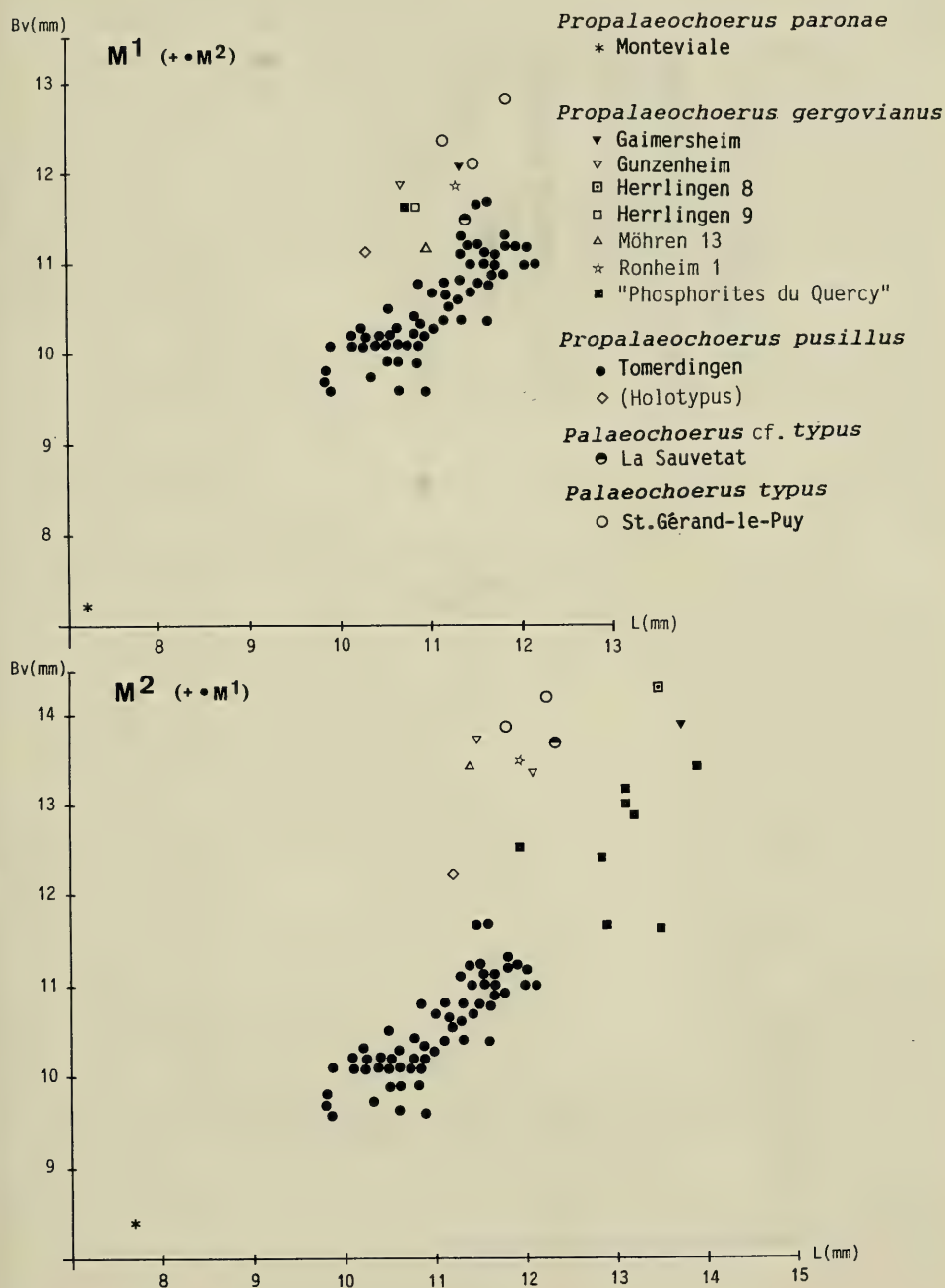
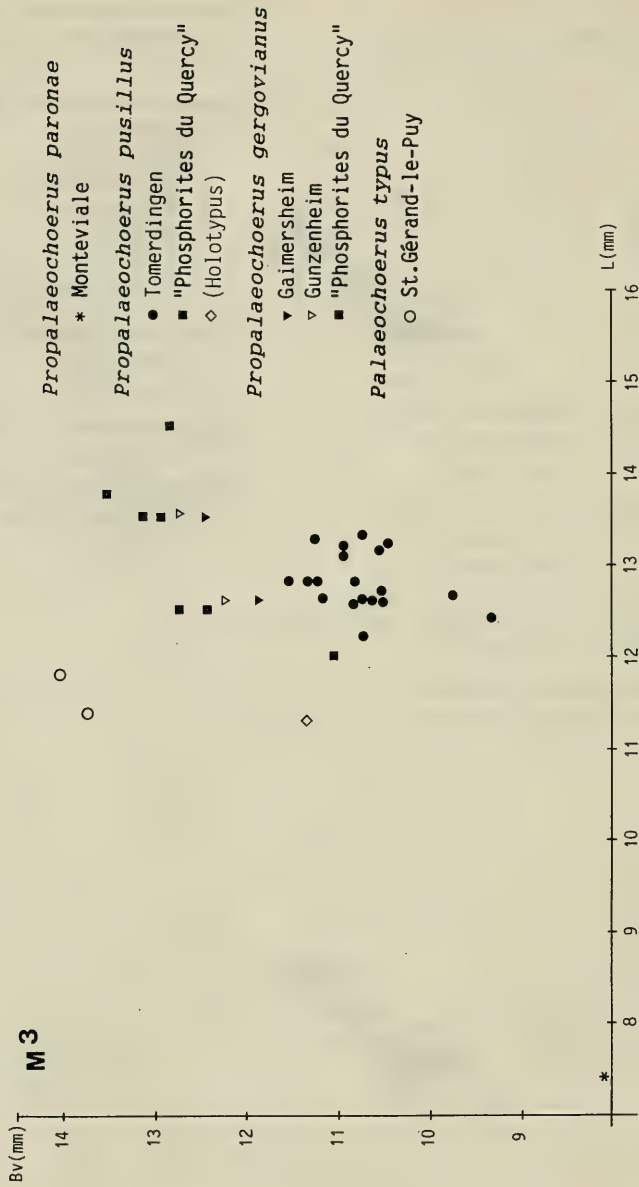
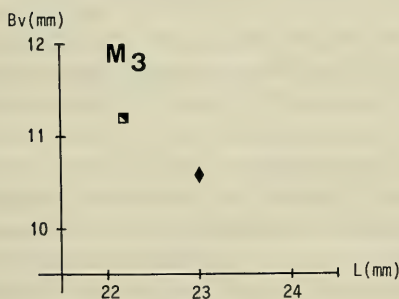
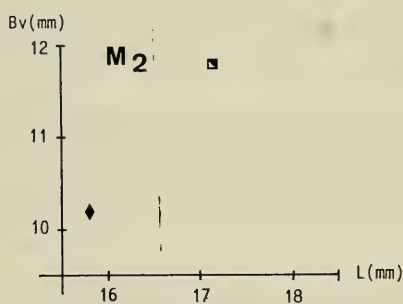
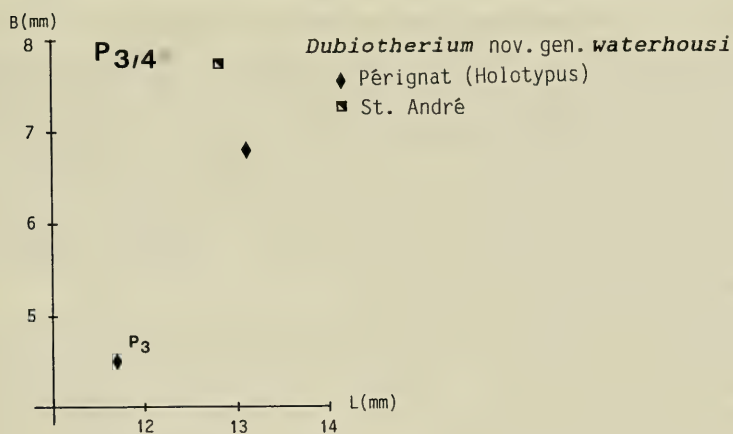


Abb. 24–25. Gr  ndiagramme von M¹ und M² (da isolierte M¹ und M² z. T. nicht voneinander trennbar sind, werden diese f r die Fundstelle T merdingen jeweils insgesamt dargestellt).



Abb. 27–29. Größendiagramme von P_{3/4}, M₂ und M₃.

4. Zur Frage der Familienzugehörigkeit

Sowohl der phylogenetische Ursprung der Suoidea als auch ihr Entstehungsgebiet bleiben nach wie vor ungeklärt. Der bisweilen als Vorfahr der Suoidea diskutierte *Cebochoerus minor* kommt wegen seiner ausgesprochenen Spezialisierung im Vordergebiß (Caninus inf. incisiviform, P_1 stark vergrößert und caniniform) nicht in Betracht. Eine etwaige gemeinsame Wurzel der beiden Familien muß weit zurückliegen (? Eozän), da zur Zeit des Untermiozäns (MN 2 – Agenium) bereits Taxa wie *Palaeochoerus* und *Hyotherium* vorliegen, die gänzlich verschiedene Entwicklungstendenzen erkennen lassen (HELLMUND 1991: 33).

Die Zuordnung der Genera *Propalaeochoerus* STEHLIN und *Palaeochoerus* POMEL zu den Familien Tayassuidae oder Suidae erfolgte bislang uneinheitlich (z. B. THENIUS 1970, SCHMIDT-KITTLER 1971, GINSBURG 1974, GINSBURG & HUGUENEY 1987).

Im folgenden werden Argumente für eine Zuordnung von *Propalaeochoerus* und für dessen Deszendenz *Palaeochoerus* zur Fam. Tayassuidae bzw. zur Unterfamilie Doliochoerinae aufgeführt. Die Gattung *Doliochoerus*, die wie *Propalaeochoerus* ebenfalls aus den „Phosphorites du Quercy“ bekannt ist, unterscheidet sich in den stärkeren Größenparametern von *Propalaeochoerus*.

Ein Vergleich der in Rede stehenden Genera mit rezenten Vertretern der Tayassuidae (z. B. *Tayassu tajacu*) bzw. der Suidae (*Sus scrofa ferus*) ermöglicht zumindest eine Deutung der Entwicklungstrends am fossilen Material.

So kann die Ausprägung des dreispitzigen Trigonids und des zum Teil deutlich zweispitzigen Talonids (Hypoconid im Unterschied zum Entoconid erhabener) des P_4 von *Propalaeochoerus* und *Palaeochoerus* als Molarisierung interpretiert werden. Rezente Tayassuiden wie *Tayassu tajacu* besitzen schließlich einen gänzlich molarisierten, dem M_1 entsprechenden P_4 . Die P_4 von *Propalaeochoerus* und *Palaeochoerus* entsprechen wiederum im Grundbauplan den entsprechenden P_4 von *Hyotherium* und haben somit „suidenhaftes“ Gepräge. Dieses Phänomen zeigt sehr eindrücklich, daß sich die Entwicklung der „tayassuidenhaften“ Merkmale mosaikartig, heterochron, unabhängig voneinander und graduell vollzieht.

Im Unterschied zu der als „tayassuid“ bezeichneten Merkmalsausprägung weist *Hyotherium meissneri* ein „zweispitziges Trigonid“ auf, wobei der linguale, nach hinten versetzte Metaconidhöcker zunehmend, insbesondere beim evoluierten *Hyotherium soemmeringi* mehr oder weniger hinter den Protoconidhöcker rückt. Zusammen mit einer mittig auf dem Talonidhöcker gelegenen Schmelzknospe entsteht also eine eher zum Schneiden ausgerichtete Konfiguration, wie man sie beispielsweise beim P_4 der Genera *Conohyus* und *Sus* findet.

Die $M_{inf.}$ von *Propalaeochoerus* und *Palaeochoerus* sind morphologisch primitiver, denn sie besitzen keine Zwischen- oder Verbindungshügel, wie dies bei bestimmten Suidae (*Hyotherium meissneri* und *H. soemmeringi*) zur Vergrößerung der Kaufläche der Fall ist. Erstere besitzen im Transversaltal zwischen I. und II. Lobus der M_{1-3} eine mehr oder weniger sagittal ausgerichtete Schmelzkante (Grat) (Abb. 7, Fig. 1).

Was die Ausprägung der Canini angeht, so besitzen sowohl *Propalaeochoerus* als auch *Palaeochoerus* im Oberkiefer bei beiden Geschlechtern verrucose, transversal abgeflachte, bewurzelte, morphologisch einander entsprechende Eckzähne. Eine derartige Konfiguration ist deutlich „tayassuid“. Die unteren Canini sind bei beiden Geschlechtern zwar von verrucosem Querschnitt, ansonsten jedoch ganz unterschiedlich differenziert. Die rezenten Tayassuiden zeigen keinen ausgeprägten

Geschlechtsdimorphismus in der Eckbezeichnung, es sind lediglich dimensionelle Unterschiede feststellbar. Vergleiche zwischen der Kiefergelenkung rezenter Suiden (*Sus*) und Tayassuiden (*Tayassu*) lassen sowohl in der Morphologie als auch in der Position (Lage im Vergleich zum Occiput) der Glenoidfossae ganz unterschiedliche Spezialisierungen erkennen (HELLMUND 1991: 33). Die Glenoidfossae entsprechen bei *Tayassu* einem Scharnier, das von einem starken Prae- und Postglenoid-Processus gebildet wird; die Glenoidfossae sind ein Stück nach vorn gerückt, während diese bei *Sus* flach und ohne die entsprechenden Processus sind. Sie liegen viel weiter hinten, d. h. etwa in der senkrechten Verlängerung des Occiputs. Die beiden Exemplare des Proc. articularis (SMNS 45394 a–b) von *Propalaeochoerus pusillus* aus Tomerdingen (Taf. 4, Fig. 2) entsprechen morphologisch demjenigen am Unterkiefer von *Palaeochoerus typus* (BMNH 34961b) aus Romagnat (Taf. 2, Fig. 2). Die Fossae glenoidales am Cranium von *Palaeochoerus typus* (BMNH 34961a) aus St. Gérard-le-Puy (Taf. 2, Fig. 1) und *Hyotherium meissneri* (SMNS 44884, vgl. Taf. 2 in HELLMUND 1991: 49) entsprechen einander in Morphologie und Position.

Es zeigt sich hieran, daß sowohl die Vertreter der Tayassuidae als auch der Suidae zur Zeit des Untermiozäns (noch) eine undifferenzierte „suidenhafte“ Kiefergelenkung besaßen.

Der zu den Tayassuiden gezählte *Taucanamo pygmaeum* (DEPERET) aus dem Mitelmiozän (MN 6) von Steinheim am Albuch (SMNS 9901) hat schließlich eine unverkennbar scharnierartige (tayassuide) Gestalt (abgebildet in CHEN 1984: Taf. 3, Fig. 1a).

5. Zur Phylogenie und zur stratigraphischen Verbreitung

Die vorgestellten Untersuchungsergebnisse machen deutlich, daß die von den verschiedenen Autoren (STEHLIN 1899: 32–44; MOHR 1960: 19–20; MOTTI 1966: 28; HÜNERMANN 1969: 717; THENIUS 1970: 333; SCHMIDT-KITTLER 1971: 150) erwähnten engen Beziehungen der in Rede stehenden Taxa im Hinblick auf Übereinstimmungen in der Gebißmorphologie und darauf basierenden phylogenetischen Beziehungen tatsächlich nicht bestehen. Es wird dort meist eine genealogische Verbindung im Sinne einer Vorfahr-Nachfahr-Beziehung zwischen (*Pro*-) *Palaeochoerus* und *Hyotherium* hergestellt.

In Wirklichkeit aber handelt es sich um zwei in verschiedener Weise spezialisierte Evolutionsreihen und nicht um aufeinanderfolgende Stadien einer Evolutionsreihe. Dies zeigt sich einerseits in der unterschiedlichen Differenzierung der P^3 , der Canini, der P_4 und der Molaren, andererseits im gemeinsamen Vorkommen von *Palaeochoerus typus* und *Hyotherium meissneri* in St. Gérard-le-Puy.

Die Genera *Propalaeochoerus* und *Palaeochoerus* sind hinsichtlich ihrer Zahnmorphologie ausgesprochen konservativ. Als bislang ältester Vertreter der hier aufgezeigten Entwicklungslinie *Propalaeochoerus*–*Palaeochoerus* wird die Species *Propalaeochoerus paronae* angesehen, die sich durch die ausgesprochen geringen Größenparameter (L/B) auszeichnet. Ihr tatsächlicher Ursprung liegt zwar im Dunkeln, doch ist sie nach dem augenblicklichen Kenntnisstand die ursprünglichste Form der erwähnten Entwicklungslinie. Aus *Propalaeochoerus paronae* lassen sich die beiden Species *Propalaeochoerus gergovianus* und *Propalaeochoerus pusillus* ableiten. Letztere sind untereinander und von *Propalaeochoerus paronae* lediglich größenverschieden. Auffallend ist das gemeinsame Vorkommen von *Propalaeo-*

Tab. 1. Stratigraphische Verbreitung der untersuchten Taxa; Korrelationen nach MEIN (1975, 1979), SCHMIDT-KITTLER 1987), WERNER (i. Vorb.) und ZIEGLER, R. (mündl. Mittlg.).

Säugereinheiten	Referenzniveaus ("standard levels")	korrelierte Fundstellen	nicht korrelierte Fundstellen	Taxa
MIN 3		Wintershof - West, Petersbuch 2		<i>Aureliachoerus aurelianusensis</i>
MIN 2		St.Gérard-le-Puy, Romagnat		<i>Palaeochoerus typus</i>
		La Sauvetat ?		<i>Palaeochoerus cf. typus</i>
		Haslach, Eggingen - "alt"		<i>Propalaeochoerus cf. gergovianus</i>
MIN 1		Tomerdingen		<i>Propalaeochoerus pusillus</i>
MP 30 (=MIN 0)	Coderet	Eggingen - Mittelhart Bransat		<i>Propalaeochoerus cf. gergovianus</i>
MP 29	Rickenbach	Herrlingen 9		<i>Propalaeochoerus gergovianus</i>
MP 28	Pech du Fraysse	Herrlingen 8, Gaimersheim, Gunzenheim		<i>Propalaeochoerus gergovianus</i>
MP 27	Boningen	Ehrenstein 7		<i>Propalaeochoerus gergovianus</i>
MP 26	Mas de Pauflé	St. André, Pérignat ?		<i>Dubiotherium n.g. waterhousei</i>
MP 25	Garouillas			
MP 24	Heimersheim	Etampes		<i>Propalaeochoerus gergovianus</i>
MP 23	Ilardies			
MP 22	Villebramar	Möhren 13	"Phosphorites du Quercy"	<i>Propalaeochoerus pusillus</i> <i>Propalaeochoerus gergovianus</i>
MP 21	Soumailles	Ronheim 1	Eozän - Oligozän	<i>Propalaeochoerus gergovianus</i>
Grande Coupure		Dvorce		<i>Propalaeochoerus gergovianus</i>
MP 20	St. Capraise	Monteviale	<i>Propalaeochoerus gergovianus</i> <i>Propalaeochoerus pusillus</i>	<i>Propalaeochoerus paronae</i>
MP 19	Escampes			
MP 18	La Débruge			

choerus gergovianus und *Propalaeochoerus pusillus* im Fundgebiet „Phosphorites du Quercy“, wobei allerdings die Zeitgleichheit der Funde (ausschließlich Altfunde!) nicht gesichert ist. In der Karstspalte Tomerdingen wird lediglich *Propalaeochoerus pusillus* festgestellt; die Größendiagramme belegen eine in sich homogene „Population“. Hierdurch wird schließlich auch nachgewiesen, daß *Propalaeochoerus pusillus*, eine Species, die GINSBURG (1974: 68–70) auf Altfunden aus dem „Quercygebiet“ gründete, tatsächlich der Rang eines eigenständigen Taxons gebührt.

Es ist fraglich, ob es sich bei *Propalaeochoerus pusillus* hinsichtlich der geringeren Parameter (L/B) um eine ökologisch bedingte Größenverminderung handelt, da in Möhren 13 sowohl *Propalaeochoerus pusillus* als auch *Propalaeochoerus gergovianus* auftreten (vgl. Größendiagramme Abb. 10, 14, 15, 16, 17, 20, 25).

Offensichtlich ist *Palaeochoerus typus*, das Endglied der Entwicklungsreihe, aus *Propalaeochoerus gergovianus* hervorgegangen. Ersterer ist nur aus dem Alliergebiet bekannt. Besonders starke Exemplare von *Propalaeochoerus gergovianus* entsprechen etwa in den Größenverhältnissen denen von *Palaeochoerus typus*, wobei die M sup. von *Palaeochoerus typus* meist ein wenig breiter sind. *Palaeochoerus typus* ist durch das evoluierte Merkmal getrennter (gespaltener) Innenwurzeln an den M sup. charakterisiert (vgl. Typusmaxillare).

GINSBURG (1974: 56, 66, 77) hatte darauf hingewiesen, daß die Suoidea keine langen Stammreihen bilden, sondern durch neu auftretende (einwandernde) Taxa abgelöst werden. Betrachtet man nun das erste Auftreten von *Propalaeochoerus paronae* im Mitteloligozän (MP 21) und das nachkommenlose Aussterben von *Palaeochoerus typus* im Untermiozän (MN 2), so überdauern diese Species doch eine beträchtliche Zeitspanne von ca. 15 Mio. Jahren (Tab. 1).

Es ist bemerkenswert, daß *Palaeochoerus typus* und *Hyotherium meissneri* in St. Gérard-le-Puy nebeneinander vorgekommen sind, während *Hyotherium meissneri* in der Fundstelle Ulm-Westtangente allein auftritt. Ob *Hyotherium meissneri*, das wahrscheinlich ähnliche ökologische Bedürfnisse wie *Palaeochoerus typus* hatte (vgl. Kap. 6), *Palaeochoerus* schließlich überlegen war und verdrängt hat, bleibt hypothetisch. *Hyotherium meissneri*, das erstmalig im Untermiozän (MN 2a) auftritt, setzt sich schließlich in *Hyotherium soemmeringi* ins höhere Orleanium (MN 4–5) bis hin zum Astaracium (MN 6) (vgl. HELLMUND 1991: 32) fort, während *Palaeochoerus typus* im Agenium (MN 2) ausstirbt.

Im Unterschied zu *Propalaeochoerus*–*Palaeochoerus* umfaßt das Auftreten von *Hyotherium meissneri*–*Hyotherium soemmeringi* eine geologisch kürzere Zeitspanne (MN 2 – MN 6) von ca. 7 Mio. Jahren.

Da *Dubiotherium waterhousi* nach dem derzeitigen Kenntnisstand offenbar ein besonders rarer Suide ist, erscheint eine phylogentische Interpretation verfrüht und nicht sinnvoll, zumal die Oberkieferbezahnung und die Beschaffenheit der Canini noch gänzlich unbekannt sind.

In Tab. 1 sind die korrelierbaren Fundstellen mit den untersuchten Taxa den jeweiligen Referenzniveaus zugeordnet.

6. Ökologie

Bei den untersuchten Species von *Propalaeochoerus* und *Palaeochoerus* handelt es sich offenbar um Tayassuiden, deren ökologische Ansprüche denen von *Hyotherium meissneri* bzw. *Hyotherium soemmeringi* sehr ähnlich waren, wenn nicht gar entsprochen haben. Dies muß aus dem gemeinsamen Vorkommen von *Palaeochoerus*

typus (Holotypus) und *Hyotherium meissneri* in St. Gérard-le-Puy geschlossen werden (HELLMUND 1991: 36). Aus der Begleitfauna (Crocodilier, *Elomeryx crispus*) anderer Fundstellen wie z. B. „Möhren 13“, „Ronheim 1“, die Belege für *Propalaeochoerus* geliefert haben, ergibt sich, daß letzterer bevorzugt an feuchten Standorten, z. B. in der Umgebung eines stehenden Gewässers, eines Sumpfes oder einer Flußaue, gelebt hat. Weitere Funde aus stratifizierten Fundstellen wie z. B. Dvërce, die FEJFAR (1987: 259, 262) bekannt gemacht hat, bestätigen dies. Auch hier tritt *Propalaeochoerus* beispielsweise gemeinsam mit *Elomeryx crispus* (Fam. Anthracotheriidae) und Süßwassermollusken auf. Einen entsprechenden Befund liefern auch die wenigen Altfunde (*Propalaeochoerus paronae* und *Propalaeochoerus leptodon*) aus Italien, die aus Braunkohlenablagerungen, also ehemaligen Mooren, stammen. Sowohl aus Cadibona als auch aus Monteviale sind in der Begleitfauna feuchtigkeitsliebende und insbesondere anmoorige Habitate bewohnende Taxa der Fam. Anthracotheriidae (*Anthracotherium*, *Microbunodon*) nachgewiesen. Entsprechendes gilt auch für *Dubiotherium waterhousi*, denn in St. André/St. Henri kommt der Anthracotheriide *Elomeryx borbonicus* in größerer Zahl vor (HELLMUND 1991b: 36).

Von der Typuslokalität (Pérignat) für *Dubiotherium waterhousi* liegen keine Angaben über eine Begleitfauna vor.

7. Literatur

- BLAINVILLE, H. M. D. (1839–1864): Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et à la géologie. 4 Textbände, 4 Tafelbände; Paris (Bertrand).
- BUCHER, H., GINSBURG, L. & CHENEVAL, J. (1985): Nouvelles données et interprétations sur la formation des gisements de vertébrés aquitaniens de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France). — *Geobios*, 18/6: 823–832, 6 Abb.; Lyon.
- CHEN, G. (1984): Suidae and Tayassuidae (Artiodactyla, Mammalia) from the Miocene of Steinheim a. A. (Germany). — *Palaeontographica*, A, 184: 79–93, 4 Taf.; Stuttgart.
- DAL PIAZ, G. B. (1927): Sul *Palaeochoerus leptodon* POMEL di Cadibona. — *Atti del Reale Istituto Veneto di scienze, lettere ed arti*, (2) 86: 1361–1368; Venezia.
- (1929): Nuove osservazioni sull' Oligocene italiano. — *Atti della Reale Accademia nazionale dei Lincei, Rendiconti*, (6), 9: 910–913; Roma. — [1929a]
- (1929): Su due piccoli Artiodattili di Cadibona e sulla loro importanza cronologica. — *Atti della Accademia scientifica Veneto-Trentino-Istrianica*, 19: 90–98; Padova. — [1929b]
- (1930): I mammiferi dell' Oligocene veneto — *Propalaeochoerus paronae* n. sp. — *Memorie dell' Istituto geologica della Reale Università di Padova*, 8, mem. 9: 1–14, 1 Taf.; Padova.
- DEHM, R. (1935): Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. — *Abh. Bayer. Akad. Wiss., mathem.-naturw. Abt., N. F.*, 29, 86 S., 5 Taf., 10 Abb., 1 Kartenskizze; München.
- FEJFAR, O. (1987): A Lower Oligocene mammalian fauna from Détan and Dvërce, NW Bohemia, Czechoslovakia. — *Münchner geowiss. Abh., A*, 10: 253–264, 10 Abb., 1 Taf.; München.
- GASTALDI, B. (1861): Cenni sui vertebrati fossili del Piemonte. — *Memorie della Reale Accademia delle scienze di Torino*, (2), 19: 19–84, 10 Taf.; Torino.
- GERVAIS, P. (1859): *Zoologie et Paléontologie françaises*. 2. Aufl. 544 S., 84 Taf.; Paris (Bertrand).
- GINSBURG, L. (1974): Les Tayassuidés des Phosphorites du Quercy. — *Palaeovertebrata*, 6/1–2: 55–85, 7 Fig.; Montpellier.
- GINSBURG, L. & HUGUENEY, M. (1987): Les Mammifères terrestres des sables stampiens du Bassin de Paris. — *Ann. de Paléont. (Vert.-Invert.)*, 73/2: 83–134, 16 Abb., 1 Tab., 4 Taf.; Paris.

- GOLPE-POSSE, J. (1972): Suiformes del Terciario Español y sus yacimientos. — *Paleontologia y Evolucion*, 2: 1–197, 6 Taf.; Sabadell.
- (1974): Faunas de yacimientos con suiformes en el terciario. — *Paleontologia y Evolucion*, 8: 1–87; Sabadell.
- HEIZMANN, E. P. J., GINSBURG, L. & BULOT, CH. (1980): *Prosansanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs. — *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 58, 27 S., 2 Taf., 7 Abb.; Stuttgart.
- HEIZMANN, E. P. J., BLOOS, G., BÖTTCHER, R., WERNER, J. & ZIEGLER, R. (1989): Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik: Zwei neue Wirbeltierfaunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). — *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 153, 14 S., 6 Abb.; Stuttgart.
- HEISSIG, K. (1973): Oligozäne Vertebraten aus der Spaltenfüllung „Möhren 13“ bei Treuchtlingen, Fränkischer Jura. — *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, 13: 177–182; München.
- (1978): Fossilführende Karstspaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligozänen Huftiere. — *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, 18: 237–288, 7 Abb.; München.
- HELLMUND, M. (1991): Schweineartige (Suina, Artiodactyla, Mammalia) aus oligo-miozänen Fundstellen Deutschlands, der Schweiz und Frankreichs. I. *Hyotherium meissneri* (Suidae) aus dem Untermiozän von Ulm-Westtangente (Baden-Württemberg). — *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 176, 69 S., 12 Taf., 23 Abb.; Stuttgart. — [1991a]
- (1991): Revision der europäischen Species der Gattung *Elomeryx* MARSH 1894 (Anthracotheriidae, Artiodactyla, Mammalia) — *Odontologische Untersuchungen*. — *Palaeontographica*, A, 220, 101 S., 12 Taf., 36 Abb., 9 Tab.; Stuttgart. — [1991b]
- HUGUENY, M. (1974): Gisements de Petits mammifères dans la région de Saint-Gérandle-Puy. (Stratigraphie relative). — *Rév. Sci. Bourbonnais*, 1974: 52–68, 7 Abb.; Moulins.
- HÜNERMANN, K. A. (1968): Die Suidae (Mammalia, Artiodactyla) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän = Pont) Rheinheßens (Südwestdeutschlands). — *Schweiz. paläont. Abh.*, 86: 1–96, 68 Abb., 1 Faltaf., 19 Tab.; Basel.
- (1969): Über den Leitwert der Suidae im europäischen Neogen. — *Eclogae geol. Helv.*, 62/2: 715–730; Basel.
- JÄGER, G. F. v. (1850): Über die Säugethiere Würtembergs. — *Nova Acta Acad. Leop.-Carol.*, 22: 765–934, Taf. 68–72; Breslau & Bonn.
- LAVOCAT, R. (1951): Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. — *Science et Avenir*, 153 S., 26 Taf., 1 Kartenskizze; Paris.
- LYDEKKER, R. (1885): Catalogue of the fossil mammalia in the British Museum. Part II, 324 S.; London.
- MEIN, P. (1958): Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. — *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 5: 1–122, 172 Abb.; Lyon.
- (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. — In: SENES, J. (Hrsg.): Report on Activity of the R.C.M.N.S. Working Groups (1971–1975) — I.U.G.S. Commission on Stratigraphy, Subcommission on Neogene Stratigraphy: 78–81, 1 Tab.; Bratislava.
- (1979): Rapport d'activité du groupe de travail vertébrés. Mise à jour de la biostratigraphie du Néogène basée sur les mammifères. VIIth International Congress on Mediterranean Neogene. — *Ann. Géol. Pays Hellen.*, h. sér., 3, 1367–1372, Athènes.
- MOHR, E. (1960): Wilde Schweine. — *Neue Brehm-Bücherei*, 247, 156 S.; Wittenberg.
- MOTTL, M. (1966): Neue Säugetierfunde aus dem Jungtertiär der Steiermark, VII. Ein vollständiger *Hyotherium palaeochoerus*-Schädel aus dem Altplozän (Pannon) Südost-Österreichs. — *Mitteil. Mus. f. Bergbau, Geol. u. Techn. am Landesmuseum Joanneum Graz*, H. 28: 3–31, 4 Taf., 1 Tab.; Graz.
- MÜLLER, A. H. (1989): Lehrbuch der Paläozoologie, 2. Aufl., Bd. 3 Vertebraten, Teil 3 Mammalia, 809 S., 826 Abb.; Jena (G. Fischer).
- PEARSON, H. S. (1928): Chinese Fossil Suidae. — *Palaeontologia sinica*, ser. C, 5/5: 1–75, 37 Abb., 4 Taf.; Peking.
- PICTET, F. J. (1853): *Traité de Paléontologie*. 1. 2. Aufl., 584 S. (+ Atlas mit 110 Taf. [1853–1857]); Paris (Ballière).

- PIVETEAU, J. (Hrsg.) (1961): *Traité de Paléontologie*, 6/1. L'origine des mammifères et les aspects fondamentaux de leur évolution. 1138 S., 970 Fig., 1 Taf.; Paris.
- POMEL, A. (1846): Ossements des lignites de Cadibona (Ligurie). — *Bull. Soc. géol. France*, 2 (III): 56–59; Paris.
- (1847): Note sur des animaux fossiles découvertes dans le département de l'Allier. — *Bull. Soc. géol. France*, (2), 4: 378–385, Taf. 4; Paris.
 - (1848): Observations paléontologiques sur les hippopotames et les cochons. — *Archives des sciences physiques et naturelles* Genève, 8: 155–162; Genève.
 - (1853): Catalogue des vertébrés fossiles (suite). — *Ann. sci. litt. Indus. Auvergne*, 26: 81–176; Clermont-Ferrand. — [1853a]
 - (1853): Catalogue des vertébrés fossiles (suite et fin). — *Ann. sci. litt. Indus. Auvergne*, 26: 177–220; Clermont-Ferrand. — [1853b]
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1971): Die obermiozäne Fossilagerstätte Sandelzhausen. 3. Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, 11: 129–170, 2 Taf.; München.
- (1987, Hrsg.): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene — Mainz, February 18th–21st 1987. — *Münchner geowiss. Abh.*, A, 10: 1–312, 111 Abb., 32 Tab., 13 Taf.; München.
- SEEMANN, R. & BERCKHEMER, F. (1930): Eine Spaltenfüllung mit reicher aquitaner Wirbeltierfauna im Massenkalk des Weißen Jura bei Tomerdingen (Ulmer Alb). — *Paläont. Z.*, 12/1–4: 14–25; Berlin.
- SISMONDA, E., DELLA-MARMORA, A. & DE FILIPPI, C. (1858): Cenni sui vertebrati fossili del Piemonte. — *Memorie dell' Accademia delle Scienze di Torino, classe di Scienze, Fisiche, Matematiche e Naturali*, (2), 17: CLXII–CLXIII; Torino.
- STEHLIN, H. G. (1899): Über die Geschichte des Suidengebisses. Erster Theil. — *Abh. Schweiz. paläont. Ges.*, 26/1, 336 S.; Zürich.
- (1900): Über die Geschichte des Suidengebisses. Zweiter Theil. — *Abh. Schweiz. paläont. Ges.*, 27/1: 337–527, 10 Taf.; Zürich.
 - (1929): Artiodactylen mit fünffingriger Vorderextremität aus dem europäischen Oligocän. — *Verh. naturf. Ges. Basel*, 40: 599–625, 13 Fig.; Basel.
- STUDER, TH. (1896): Die Säugetiere aus den marinen Ablagerungen von Brüttelen. — *Abh. Schweiz. paläont. Ges.*, 22/1 (1895): 47 S., 3 Taf., 10 Abb.; Zürich.
- TELLER, F. (1884): Neue Anthracotherienreste aus Südsteiermark und Dalmatien. — *Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ungarns*, 4: 45–134, XI–XIV; Wien.
- THENIUS, E. (1960): *Propalaeochoerus* (Suidae, Mammalia) aus der unteren Süßwassermolasse (Jungoligozän) vom Bodensee. — *Jahrb. Vorarlberger Landesmuseumsverein*, 1960: 17–20; Bregenz.
- (1970): Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — *Z. f. Säugetierkunde*, 35, 321–342, 5 Abb., 1 Tab.; Hamburg.
- TRISCHLER, J. & WINKLER, H. (1968): Eine neue unteroligozäne Spaltenfüllung bei Harburg im Ries. — *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, 8: 323–326, 1 Abb., 1 Tab.; München.
- VACEK, M. (1879): Über einen Unterkiefer von *Hyotherium Meissneri* H. v. MEYER. — XIX. Rechenschaftsbericht des Ausschusses des Vorarlberger Museums-Vereins in Bregenz über den Vereinsjahrgang 1879: 78–80, 1 Taf.; Bregenz.
- VIRET, J. (1929): Les faunes de mammifères de l'oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. — *Ann. de l'université de Lyon, N.S.*, I, 47: 328 S.; Lyon.
- WERNER, J. (in Vorb.): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands. Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend.
- ZIEGLER, R. & HEIZMANN, E. P. J. (1991): Oligozäne Säugetierfaunen aus den Spaltenfüllungen von Lautern, Herrlingen, Ehrenstein bei Ulm (Baden-Württemberg). — *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 171, 26 S., 2 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.
- ZITTEL, K. A. v. (1891–1893): *Handbuch der Paläontologie*, 1. Abth., 4 (Vertebrata, Mammalia). 799 S., 590 Abb.; München & Leipzig (Oldenbourg).

Anhang: Meßwerte (in mm)

Fundstelle Monteviale: *Propalaeochoerus paronae* DAL PIAZ 1929

Zahntyp	Inv. (MGP)	L	Bv
M ₁ sin.		7,60	5,75
M ₂ sin.		8,50	6,70
M ₃ sin.		10,60	6,20
M ¹ sin.		7,20	7,20
M ² sin.		7,70	8,40
M ³ sin.		7,40	8,10

Lokalität "Phosphorites du Quercy": *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1974); (Holotypus=Maxillarfragment dext.)

Zahntyp	Inv.- Nr. (MNHP)	L	Bv	Bh
P ⁴ dext.	Qu 15	8,50	9,60	
M ¹ dext.	Qu 15	10,25	11,20	10,90
M ² dext.	Qu 15	11,20	12,20	10,70
M ³ dext.	Qu 15	11,30	11,30	9,50

Karstspaltenfüllung "Tomerdingen" bei Ulm: *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1974)

Zahntyp	n	min.	max.	Mittelwert
L P ₁	10	3,70	4,50	4,10
B P ₁	10	2,30	2,70	2,50
L P ₂	6	5,70	6,10	5,90
B P ₂	6	3,00	3,35	3,20
L P ₃	15	7,20	8,80	8,20
B P ₃	15	3,65	4,25	3,95
L P ₄	13	9,00	10,20	9,60
B P ₄	13	5,10	6,10	5,70
L M ₁	39	9,70	12,10	10,50
Bv M ₁	39	6,10	8,00	6,80
Bh M ₁	39	6,20	7,85	6,90
L M ₂	29	11,10	12,60	11,80
Bv M ₂	29	7,50	8,40	8,00
Bh M ₂	29	7,40	8,20	7,80

L M ₃	20	14,80	16,70	15,60
Bv M ₃	20	7,80	8,80	8,30
Bh M ₃	20	7,20	8,10	7,55
Bt M ₃	20	5,00	6,00	5,50
L P ¹	1	6,70		
B P ¹	1	3,70		
L P ²	3	7,40	8,00	7,70
B P ²	3	4,60	5,00	4,80
L P ³	19	8,20	10,40	9,00
B P ³	19	6,20	8,20	6,85
L P ⁴	19	7,40	9,10	8,15
B P ⁴	19	8,90	10,60	9,60
L M ^{1/2}	57	9,80	12,00	11,80
Bv M ^{1/2}	57	9,60	11,70	11,30
Bh M ^{1/2}	57	9,20	11,10	10,60
L M ²	5	11,15	12,10	11,60
Bv M ²	5	10,65	11,00	10,90
Bh M ²	5	9,55	10,50	10,10
L M ³	20	12,00	13,30	12,80
Bv M ³	19	9,30	11,30	10,70
Bh M ³	19	8,70	10,80	9,30
Bt M ³	18	5,50	6,70	6,10
L dP ₂	4	4,60	5,60	5,10
B dP ₂	4	2,35	2,90	2,60
L dP ₃	3	7,00	7,15	7,10
B dP ₃	3	3,10	3,40	3,20
L dP ₄	11	12,25	12,80	12,45
Bv dP ₄	11	4,10	4,80	4,30
Bh dP ₄	11	5,10	5,60	5,30
L dP ²	4	5,80	6,40	6,20
B dP ²	4	2,90	3,50	3,30
L dP ³	8	8,45	9,60	9,10
Bv dP ³	8	4,30	5,00	4,70
Bh dP ³	8	6,80	7,30	7,10
L dP ⁴	6	8,90	9,50	9,20
Bv dP ⁴	6	8,30	9,10	8,70
Bh dP ⁴	6	8,20	9,00	8,70

Karstspaltenfüllung "Möhren 13": *Propalaeochoerus pusillus*
(GINSBURG 1974)

Zahntyp	Inv.-Nr. (BSP)	L	Bv	Bh	Bt
dP ₄ sin.	1972 XI 1869	12,70	4,30	6,20	
M ₃ sin.	1972 XI 1866	16,50	8,80	7,85	5,90
dP ⁴ sin.	1972 XI 1864	9,15	8,50	9,00	

Karstspaltenfüllung "Möhren 13": *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET 1846)

Zahntyp	Inv.-Nr. (BSP)	L	Bv	Bh
P ₄ dext.	1972 XI 1868	10,80	5,80 (Bmax)	
M ₁ dext.	1972 XI 1867	11,50	7,20	7,15
M ₂ sin.	1972 XI 1865	13,45	9,30	9,30
M ¹ dext.	1972 XI 1863	10,95	11,20	9,80
M ² dext.	1972 XI 1862	11,40	13,40	12,50

Karstspaltenfüllung "Ronheim 1": *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET 1846)

Zahntyp	Inv.-Nr. (BSP)	L	Bv	Bh
M ¹ sin.	1967 XVIII 218	11,20	11,90	12,00
M ² sin.	1967 XVIII 218	11,95	13,45	12,50

Fundstelle Ivoine (Montagne de Gergovie): *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET 1846); (Holotypus=Unterkiefer mit unvollständiger Bezeichnung)

Zahntyp	Inv.-Nr. (MNHP)	L	Bv	Bh
P ₄ dext.	LIM-516	10,00	6,70	
M ₁ dext.	LIM-516	11,70	8,70	8,80
M ₂ dext.	LIM-516	12,90	10,40	10,30

Fundstelle Haslach bei Ulm: cf. *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET)

Zahntyp	Inv.-Nr. (SMNS)	L	Bv	Bh	Bt
M ₃ dext.	3000	17,52	9,50	8,30	6,70

Karstspaltenfüllung "Ehrenstein 7": *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET 1846)

Zahntyp	Inv.-Nr. (SMNS)	L	B max.
P ₁ sin.	45177	5,50	2,95
P ₂ dext.	45174	7,80	3,80
P ₃ dext.	45176	9,00	4,20
P ₄ dext.	45173	10,60	6,40
P ² dext.	45178	8,30	5,10

Karstspaltenfüllung "Herrlingen 8": *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET 1846)

Zahntyp	Inv.-Nr. (SMNS)	L	Bv	Bh
M ² dext.	45518	13,50	14,25	13,35

Karstspaltenfüllung "Herrlingen 9": *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET 1846)

Zahntyp	Inv.-Nr. (SMNS)	L	Bv	Bh	Bt
P ₁ sin	45552	5,80	3,00		
M ₁ dext.	45542	11,50	7,60	7,65	
M ₂ sin.	45543	13,65	8,80	8,70	
M ₂ sin.	45544	13,25	8,80	9,00	
M ₃ sin.	45540	18,75	10,60	9,20	7,20
P ³ sin.	45553	8,75	7,25		
P ⁴ dext.	45554	7,90	10,50		
P ⁴ dext.	45555	8,60	11,60		
M ¹ sin.	45546	10,80	11,65	11,65	
dP ⁴ sin.	45547	10,25	10,15	10,15	

Fundstelle Etampes (südl. v. Paris): *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET 1846)

P₄ sin. MNHP 11,20 6,05 (Bmax)

Karstspaltenfüllung "Gaimersheim": *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET 1846)

Zahntyp	Inv.-Nr. (BSP)	L	Bv	Bh	Bt
P ₁ sin.	1952 II 1749	5,50	2,90		
P ₂ dext.	1952 II 1736	7,60	3,70 (Bmax)		
P ₃ dext.	1952 II 1736	9,25	4,65 (Bmax)		
P ₄ dext.	1952 II 1736	10,25	6,25 (Bmax)		
M ₂ dext.	1952 II 1736	12,25	9,35	9,50	
M ₃ dext.	1952 II 1745	18,10	9,40	8,70	7,00
M ₃ sin.	1952 II 1746	--	--	8,80	7,00
dP ₂ dext.	1952 II 1737	7,40	2,70 (Bmax)		
dP ₃ dext.	1952 II 1737	8,40	3,75		
dP ₄ dext.	1952 II 1737	14,20	4,90	6,45	
P ¹ dext.	1952 II 1762	6,20	3,20 (Bmax)		
M ¹ dext.	1952 II 1739	11,30	12,10	11,40	
M ² dext.	1952 II 1741	13,75	13,85	12,80	
M ³ dext.	1952 II 1740	12,60	11,80	9,75	6,50
M ³ sin.	1952 II 1742	13,50	12,40	11,65	7,80
dP ² dext.	1952 II 1738	7,70	3,60 (Bmax)		
dP ³ dext.	1952 II 1738	10,80	5,60	7,90	
dP ⁴ dext.	1952 II 1738	10,45	9,90	10,30	

Karstspaltenfüllung "Gunzenheim": *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET 1846)

Zahntyp	Inv.-Nr. (BSP)	L	Bv	Bh	Bt
P ₄ sin.	1934 V 33	10,50	6,10 (Bmax)		
P ₄ dext.	1934 V 33	10,40	6,30 (Bmax)		
P ₄ sin.	1934 V 33	10,60	6,00 (Bmax)		
P ₄ sin.	1934 V 33	10,20	6,00		
M ₁ ? sin.	1934 V 33	11,80	7,10	7,50	
M _{1/2} dext.	1934 V 33	11,90	8,10	7,70	
M ₂ dext.	1934 V 32	12,70	9,20	9,35	
M ₃ dext.	1934 V 32	18,20	9,50	8,85	6,90
P ³ dext.	1934 V 29	9,50	7,80		
P ³ dext.	1934 V 29	9,40	7,25		
P ³ dext.	1934 V 29	8,30	6,30		
M ¹ sin.	1934 V 27	10,65	11,90	11,50	
M ² sin.	1934 V 27	12,10	13,35	12,40	
M ² sin.	1934 V 29	11,50	13,70	13,20	
M ³ sin.	1934 V 27	13,55	12,70	10,50	6,90
M ³ sin	1934 V 29	12,60	12,20	10,30	6,00
dP ³ sin.	1934 V 31	9,75	5,10	8,00	
dP ³ sin.	1934 V 31	9,20	4,60	7,20	

Lokalität "Phosphorites du Quercy": *Propalaeochoerus gergovianus*
(CROIZET 1846)

Zahntyp	Inv.-Nr. (BMNH)	L	Bv	Bh	Bt
P ₄ sin.	M 26826	10,65	5,70 (Bmax)		
M ₂ sin.	M 26813	12,30	9,00	8,30	
M ₃ sin.	M 26830	16,70	8,75	7,90	6,35
M ^{1/2} dext.	M 26815	13,10	13,15	12,55	
M ^{1/2} sin.	M 26829	12,90	11,65	11,50	

M ^{1/2} sin.	M 26816	13,90	13,40	12,45	
M ^{1/2} dext.	M 26818	13,50	11,60	11,60	
M ² sin.	M 26824	12,80	12,40	12,00	
M ³ sin.	M 26822	14,50	11,00	9,40	6,00
M ³ sin.	M 2200	13,80	13,50	11,30	6,00
M ³ dext.	M 26819	13,50	13,10	11,10	6,10

Fundstelle Caylux ("Phosphorites du Quercy"): *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET 1846)

Zahntyp	Inv.-Nr. (BMNH)	L	Bv	Bh	Bt
P ₃ dext.	M 1395a	9,20	4,55 (Bmax)		
P ₄ dext.	M 1835	10,40	5,70 (Bmax)		
P ₄ dext.	M 1395a	9,70	6,00		
M ₁ dext.	M 1835	12,20	8,10	8,20	
M ₁ dext.	M 1395a	11,80	7,90	7,70	
M ₂ dext.	M 1395	12,75	9,20	9,35	
M ₃ dext.	M 1395	18,15	9,50	8,50	7,40
P ³ dext.	M 1835	9,40	7,20		
M ² dext.	M 2199	13,10	13,00	12,90	
M ² dext.	M 1394	11,90	12,50	12,30	
M ³ dext.	M 1394	12,50	12,40	11,30	
M ³ dext.	M 2199	12,50	12,70	10,50	6,40
M ³ sin.	M 26821	13,50	12,90	11,50	6,40
dP ⁴ sin.	M 1835	9,60	7,20	9,40	

Fundstelle St. Gérand-le-Puy: *Palaeochoerus typus* POMEL 1847
(Holotypus=Maxillarfragment sin.)

Zahntyp	Inv.-Nr. (MGHN)	L	Bv	Bh
P ² sin.	S ^F G 683	8,70	5,10 (Bmax)	
P ³ sin.	S ^F G 683	ca. 9,00	7,50 (Bmax)	
P ⁴ sin.	S ^F G 683	9,15	11,75 (Bmax)	

M ¹ sin.	S ^r G 683	11,80	12,60	12,20
M ² sin.	S ^r G 683	12,35	14,20	12,45

Fundstelle St. Gérard-le-Puy: *Palaeochoerus typus* POMEL 1847

Zahntyp	Inv.- Nr. (BMNH)	L	Bv	Bh	Bt
P ⁴ dext.	34961a	8,30	11,40 (max.)		
M ¹ dext.	34961a	11,10	12,40	11,80	
M ² dext.	34961a	11,80	13,85	12,55	
M ³ dext.	34961a	11,80	14,00	10,90	6,35
P ³ sin.	34961a	8,10	7,10		
P ⁴ sin.	34961a	7,70	11,25		
M ¹ sin.	34961a	11,40	12,10	11,40	
M ² sin.	34961a	11,20	--	12,90	
M ³ sin.	34961a	11,45	13,70	11,00	6,10

Fundstelle Romagnat (Allier): *Palaeochoerus typus* POMEL 1847

Zahntyp	Inv.-Nr. (BMNH)	L	Bv	Bh	Bt
P ₄ dext.	34961b	11,90	6,50 (Bmax)		
M ₁ dext.	34961b	12,40	8,50	8,85	
M ₂ dext.	34961b	13,15	10,20	--	
M ₂ sin.	34961b	--	--	9,80	
M ₃ sin.	34961b	19,30	10,40	9,50	7,50

Fundstelle La Sauvetat: *Palaeochoerus cf. typus* POMEL 1847

Zahntyp	Inv.-Nr. (BMNH)	L	Bv	Bh
dP ³ sin.	27593	9,00	4,65	6,90
dP ⁴ sin.	27593	10,00	9,10	9,50
M ¹ sin.	27593	11,35	11,50	11,40
M ² sin.	27593	12,30	13,65	12,25

Fundstelle Pérignat: *Dubiotherium* nov. gen. *waterhousi* (POMEL 1853)

Zahntyp	Inv.-Nr. (BMNH)	L	Bv	Bh	Bt
P ₃ sin.	M 27789	11,70	4,50		
P ₄ sin.	M 27789	13,10	6,80		
M ₁ sin.	M 27789	13,00	9,50	10,00	
M ₂ sin.	M 27789	15,80	10,20	10,20	
M ₃ sin.	M 27789	23,00	10,60	8,20	7,40

Fundstelle St. André: *Dubiotherium* nov. gen. *waterhousi* (POMEL 1853), Abguß

Zahntyp	Inv.-Nr. (BSP)	L	Bv	Bh	Bt
P ₄ dext.	1968 I 240	12,80	7,75 (Bmax)		
M ₂ dext.	1968 I 240	17,15	11,80	11,10	
M ₃ dext.	1968 I 240	22,20	11,40	11,45	8,50

Anschrift des Verfassers:

Dr. Meinolf Hellmund, Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Domstr. 5, O-4020 Halle/Saale, Bundesrepublik Deutschland.

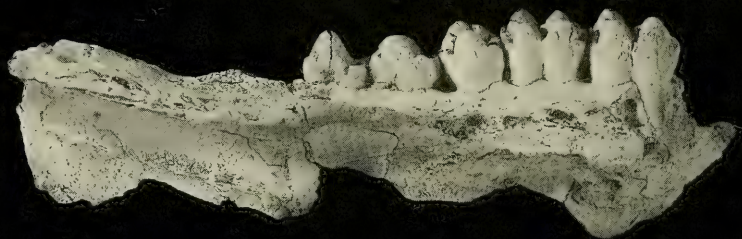
Tafel 1

Palaeochoerus typus POMEL 1847, Holotypus, Maxillarfragment mit den Alveoli des I¹–P¹, P²–M² sin.; St. Gérard-le-Puy; MGHN SrG 683. — Ca. x1.

- a: occlusal,
- b: palatinal,
- c: labial.



a



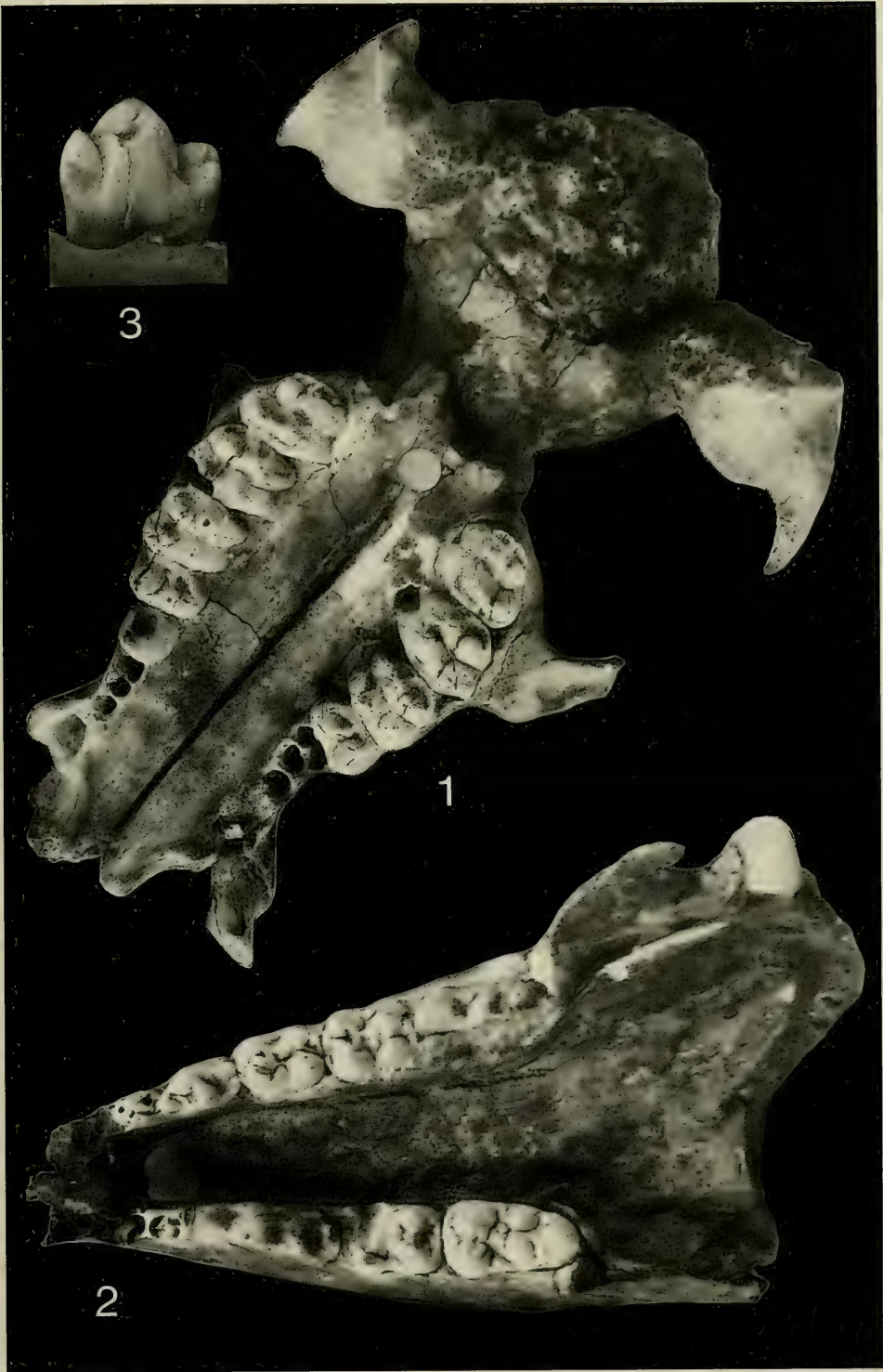
b



c

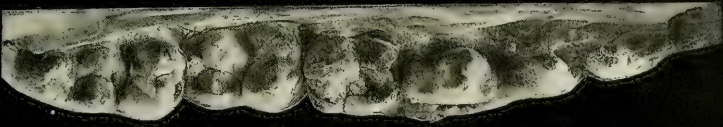
Tafel 2

- Fig. 1. *Palaeochoerus typus* POMEL 1847, Cranium mit beiden Glenoidfossae und Bruchresten der Jochbögen, C dext. usiert, Alveoli der P¹–P³, P⁴–M³, Alv. C sin. – P², P³–M³ norma basilaris (Gaumenansicht); St. Gérard-le-Puy; BMNH 34961a. – Ca. x1.
- Fig. 2. *Palaeochoerus typus* POMEL 1847, fragmentarischer, z. T. mit Gips ergänzter Unterkiefer mit P₃ (Bruchrest), P₄–M₂, M₃ aus Gips ergänzt, mit Proc. coronoideus und Proc. articularis dext., Mandibel sin. teilweise ergänzt mit M₂ (fragmentär) – M₃, occlusal; Romagnat (Allier); BMNH 34961b. – Ca. x1.
- Fig. 3. *Palaeochoerus typus* POMEL 1847, P₄ dext. vom Unterkiefer der Fig. 2, lingual. – Ca. x2.



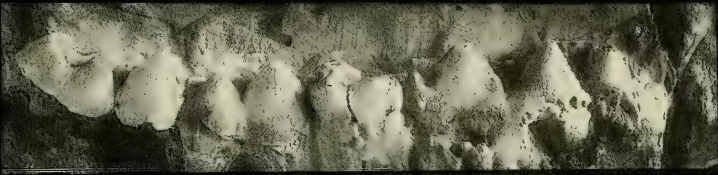
Tafel 3

- Fig. 1. *Dubiotherium* n. g. *waterhousi* (POMEL 1853), Holotypus, Mandibelfragment sin. mit Bruchrest des P_1 , P_2 (fragm.), P_3 – M_3 ; „Terrain tert. à Pérignat“; BMNH M 27789. —
Ca. x1.
a: occlusal,
b: lingual.
- Fig. 2. *Dubiotherium* n. g. *waterhousi* (POMEL 1853), Mandibelfragment dext. mit P_4 , M_1 (fragm.), M_2 – M_3 ; St. André; nach Abguß BSP 1968 I 240 (Orig. in Marseille 8794).
a: occlusal, ca. x1,
b: lingual, ca. x1,
c: P_4 aus Fig. 2b, ca. x2,
d: M_3 aus Fig. 2a, ca. x2.

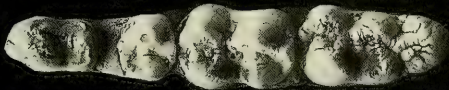


a

1



b

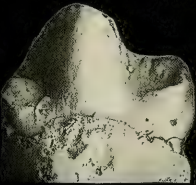


a

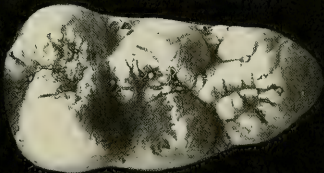
2



b



c

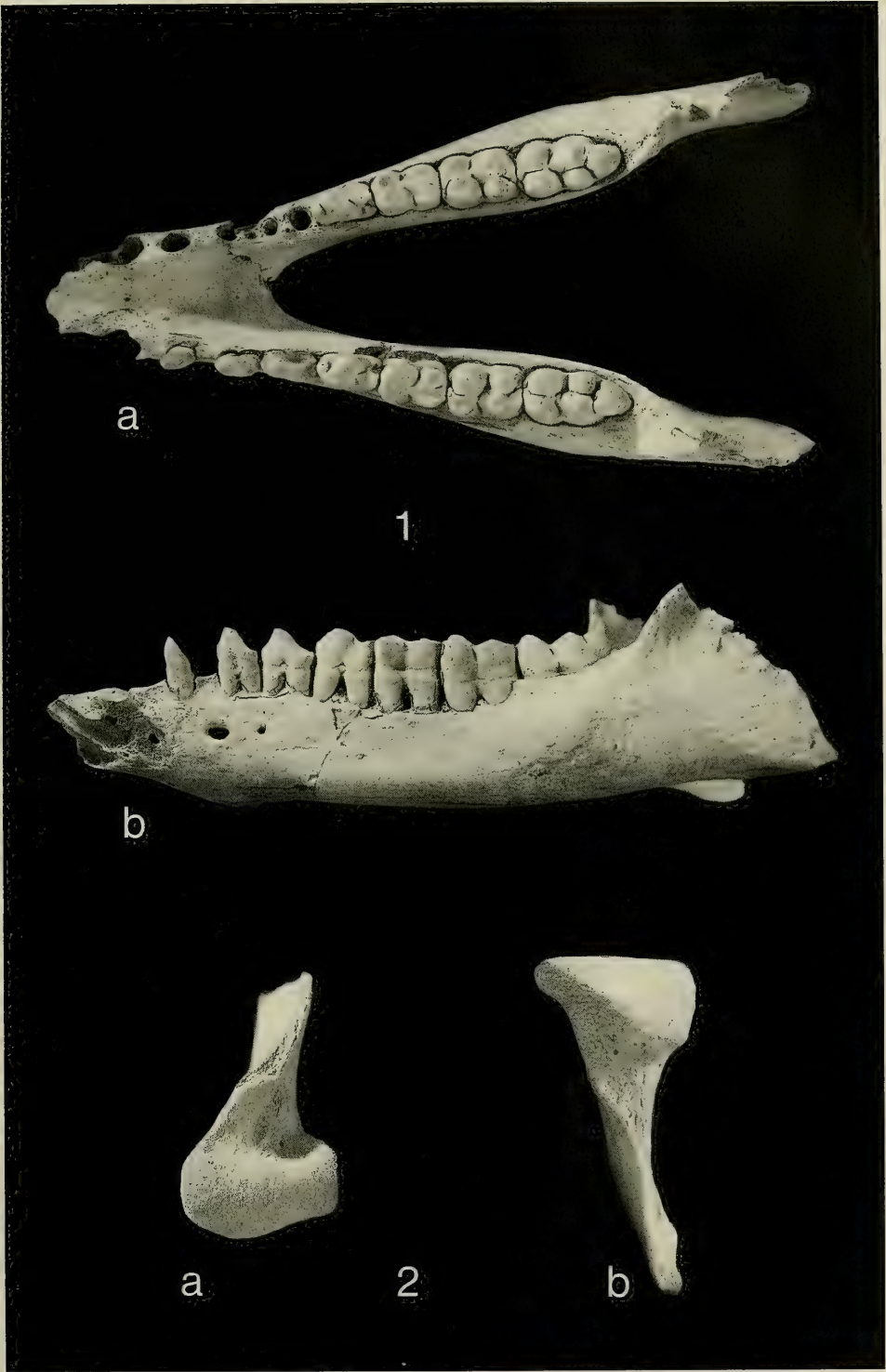


d

Tafel 4

Propalaeochoerus pusillus (GINSBURG 1974), wahrscheinlich weibliches Individuum; Spaltenfüllung Tomerdingen.

- Fig. 1. Unterkiefer mit den Alveoli der I_1-C , P_1-M_3 sin., Alveoli der I_1-P_3 , P_4-M_3 dext.; SMNS 20272. — Ca. x1.
a: occlusal,
b: labial, sin., mit den Alveoli der I_1-C , P_1-M_3 .
- Fig. 2. Isolierter Processus articularis sin.; Spaltenfüllung Tomerdingen; SMNS 45394a. — Ca. x2.
a: Aufsicht,
b: von hinten (distal).



Tafel 5

Propalaeochoerus pusillus (GINSBURG 1974); Spaltenfüllung Tomerdingen. — Ca. x2.

Fig. 1. I¹ dext.; SMNS 45040.

a: palatinal,
b: labial.

Fig. 2. I² sin.; SMNS 45045.

a: labial,
b: palatinal.

Fig. 3. Fragment eines Intermaxillare dext., labial, mit den Alveoli der I¹⁻², I³ (apical usiert); SMNS 44987.

Fig. 4. I³ dext.; SMNS 45046.

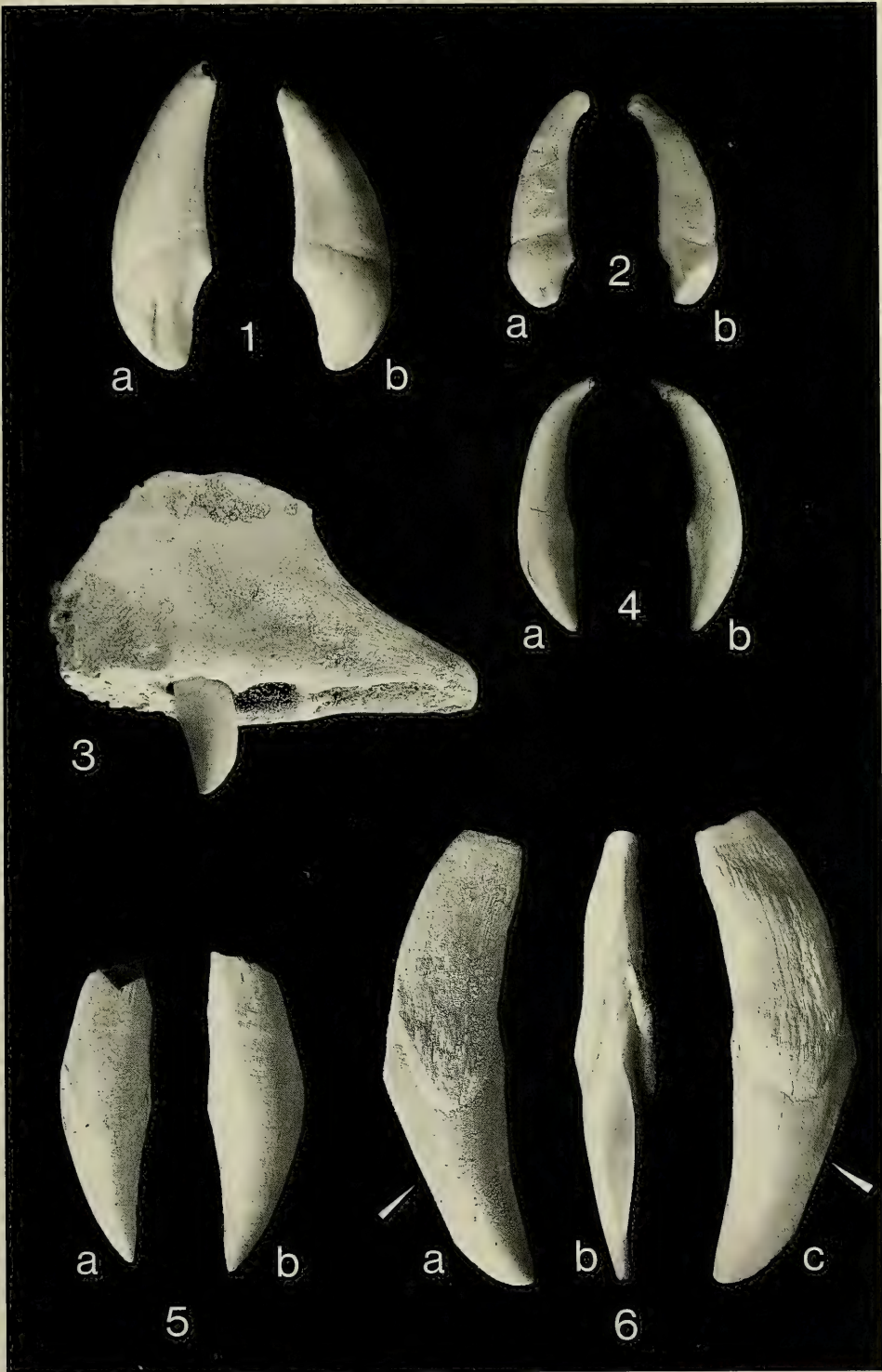
a: palatinal,
b: labial.

Fig. 5. Caninus sin. sup. ♀; SMNS 45034a.

a: labial,
b: palatinal.

Fig. 6. Caninus sin. sup. eines adulten ♂ (Wurzel mit dicker Zementanlagerung); SMNS 45032.

a: labial,
b: mesial; Urschliff mit parallelen Attritionsspuren.
c: palatinal; Pfeil deutet auf den Urschliff.



Tafel 6

Propalaeochoerus pusillus (GINSBURG 1974); Spaltenfüllung Tomerdingen. — Ca. x2.

Fig. 1. P² sin.; SMNS 45958.

a: occlusal,
b: palatinal,
c: labial.

Fig. 2. P³ sin.; SMNS 45062.

a: occlusal,
b: palatinal,
c: labial.

Fig. 3. P⁴ dext.; SMNS 44997f.

a: occlusal,
b: labial; ungespaltener Außenhöcker.

Fig. 4. P⁴ dext.; SMNS 45037a.

a: occlusal,
b: labial; gleichmäßig zweigespaltener Außenhöcker.

Fig. 5. P⁴ dext.; SMNS 45037b.

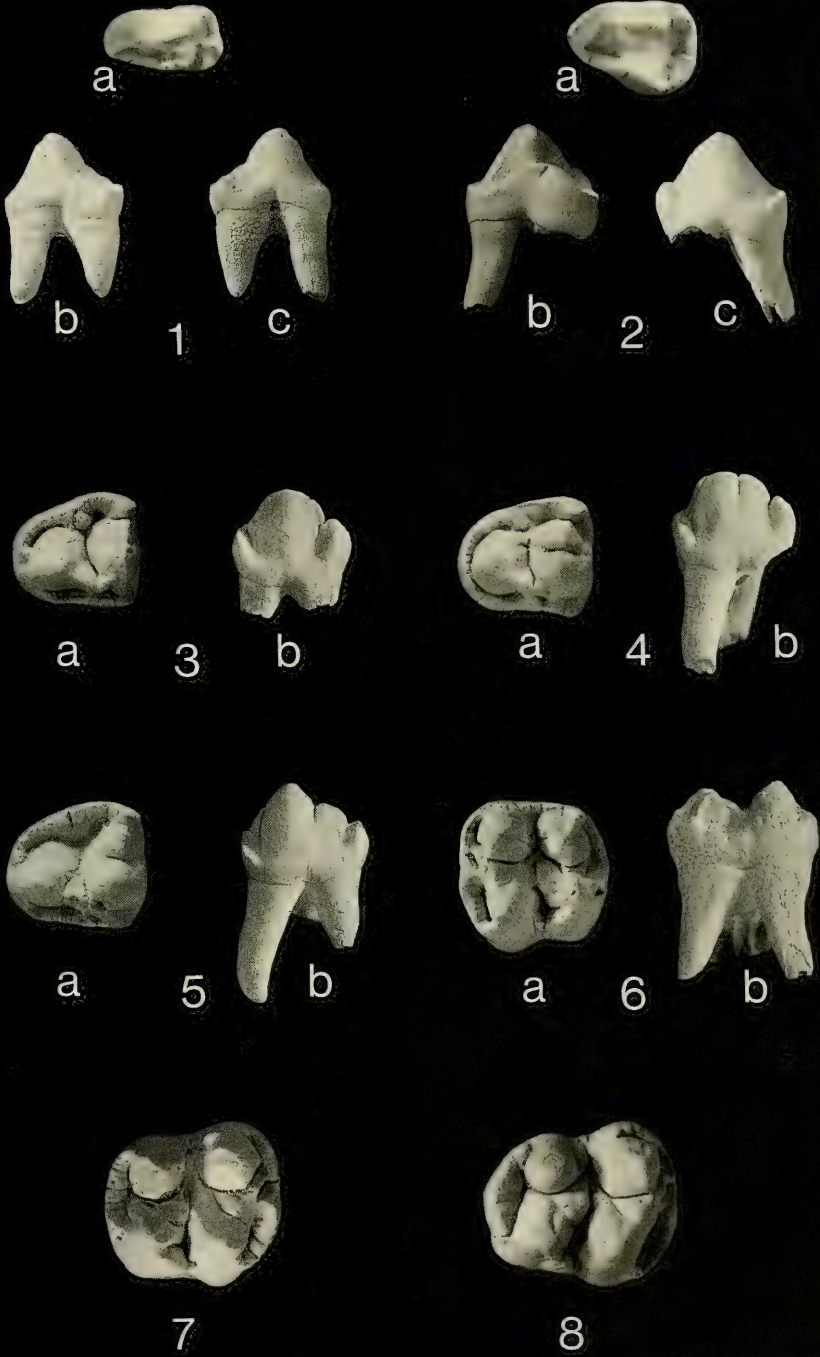
a: occlusal,
b: labial; ungleich zweigespaltener Außenhöcker.

Fig. 6. M¹ sin.; SMNS 45016j.

a: occlusal,
b: labial.

Fig. 7. M² dext., occlusal; SMNS 45015a.

Fig. 8. M³ dext.; occlusal; SMNS 45023c.



Tafel 7

Propalaeochoerus pusillus (GINSBURG 1974); Spaltenfüllung Tomerdingen. — Ca. x2.

Fig. 1. Maxillarfragment sin. mit P^3-M^1 ; SMNS 44985.

- a: occlusal,
- b: palatinal,
- c: labial.

Fig. 2. dP_2 dext.; SMNS 45055a.

- a: labial,
- b: lingual.

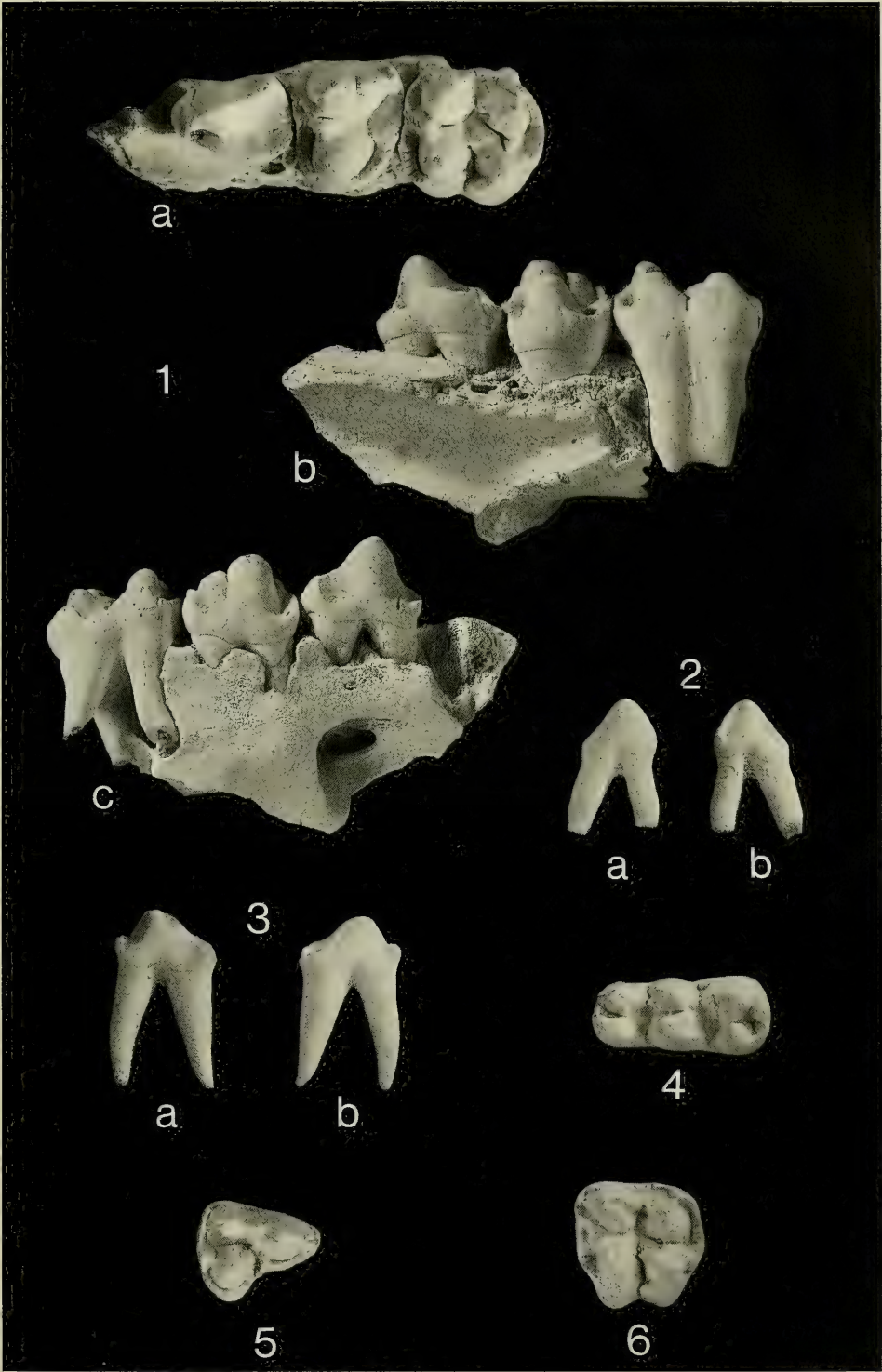
Fig. 3. dP_3 sin.; SMNS 45056a.

- a: labial,
- b: lingual.

Fig. 4. dP_4 dext., occlusal; SMNS 45008d.

Fig. 5. dP_3 dext., occlusal; SMNS 45011b.

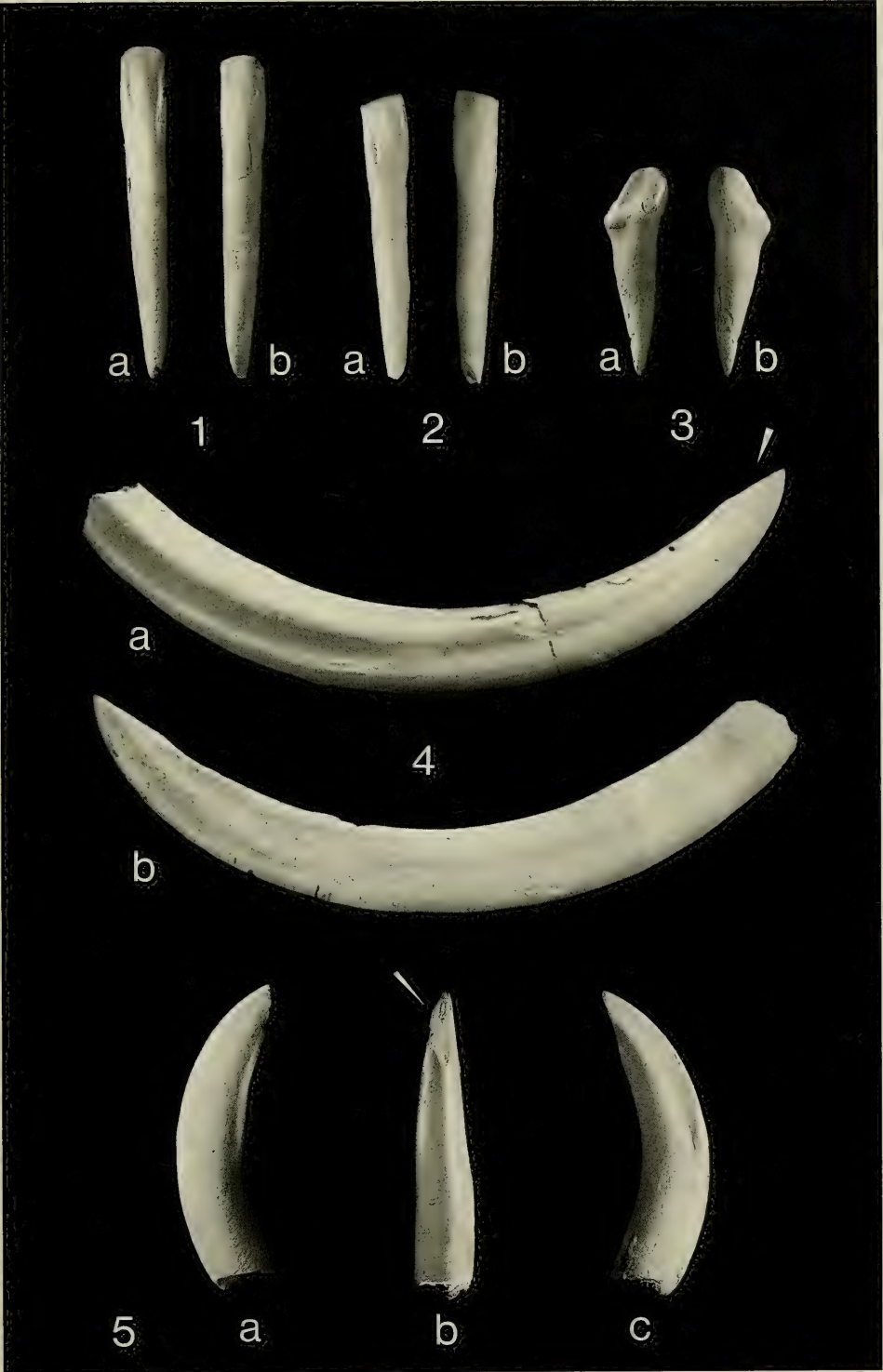
Fig. 6. dP_4 sin., occlusal; SMNS 45009b.



Tafel 8

Propalaeochoerus pusillus (GINSBURG 1974); Spaltenfüllung Tomerdingen. — Ca. x2.

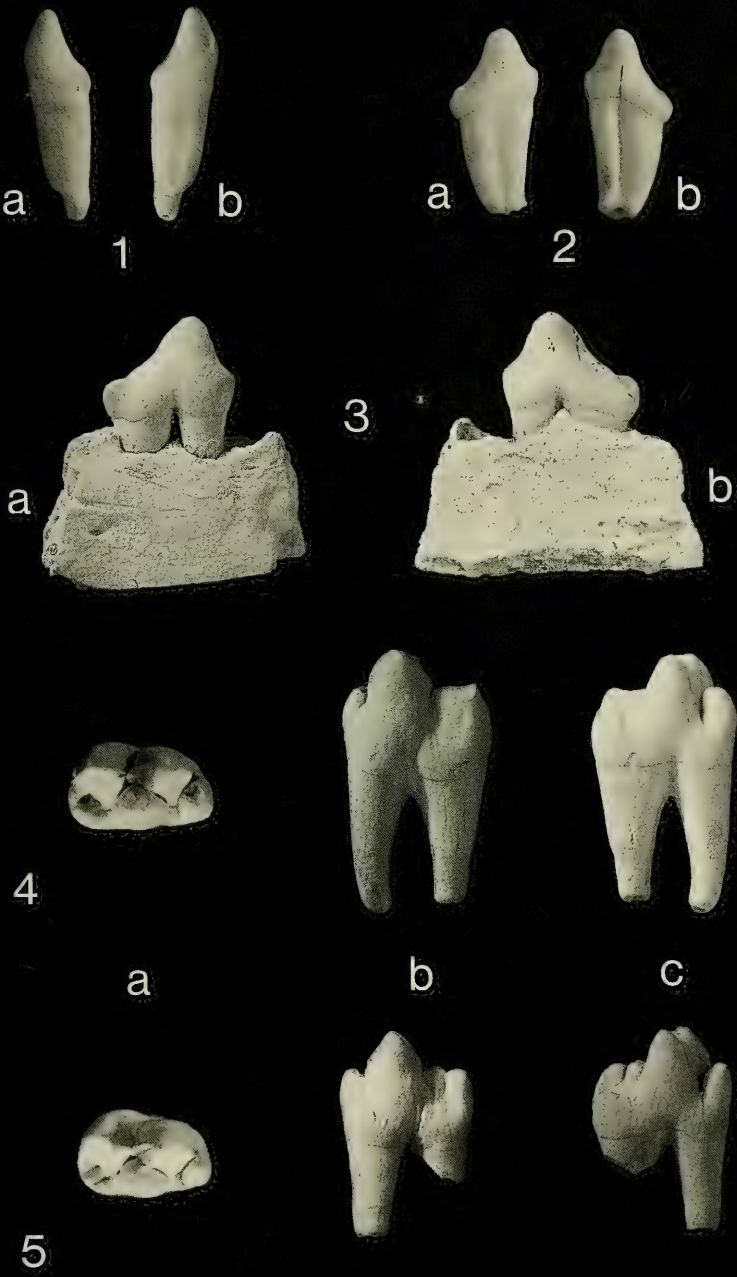
- Fig. 1. I₁ dext.; SMNS 45053.
a: lingual,
b: labial.
- Fig. 2. I₂ sin.; SMNS 45068.
a: lingual,
b: labial.
- Fig. 3. I₃ sin.; SMNS 45072.
a: lingual,
b: labial.
- Fig. 4. Caninus sin. inf. ♂; SMNS 45029.
a: lingual,
b: labial; Pfeil deutet auf die Usur.
- Fig. 5. Caninus sin. inf. ♀; SMNS 45088a.
a: labial,
b: distal, mit distaler Usur (Pfeil).
c: lingual.



Tafel 9

Propalaeochoerus pusillus (GINSBURG 1974), Spaltenfüllung Tomerdingen. — Ca. x2.

- Fig. 1. P₁ sin.; SMNS 45057f.
a: labial,
b: lingual.
- Fig. 2. P₂ dext.; SMNS 45067a.
a: labial,
b: lingual.
- Fig. 3. P₃ dext.; SMNS 45065.
a: labial,
b: lingual.
- Fig. 4. P₄ sin.; SMNS 45036a.
a: occlusal,
b: labial,
c: lingual.
- Fig. 5. P₄ sin.; SMNS 45039a.
a: occlusal,
b: labial, mit gespaltenem Hypoconid,
c: lingual.



Tafel 10

Propalaeochoerus pusillus (GINSBURG 1974), Spaltenfüllung Tomerdingen. — Ca. x2.

Fig. 1. M_1 dext.; SMNS 45000d.

- a: occlusal,
- b: labial,
- c: lingual.

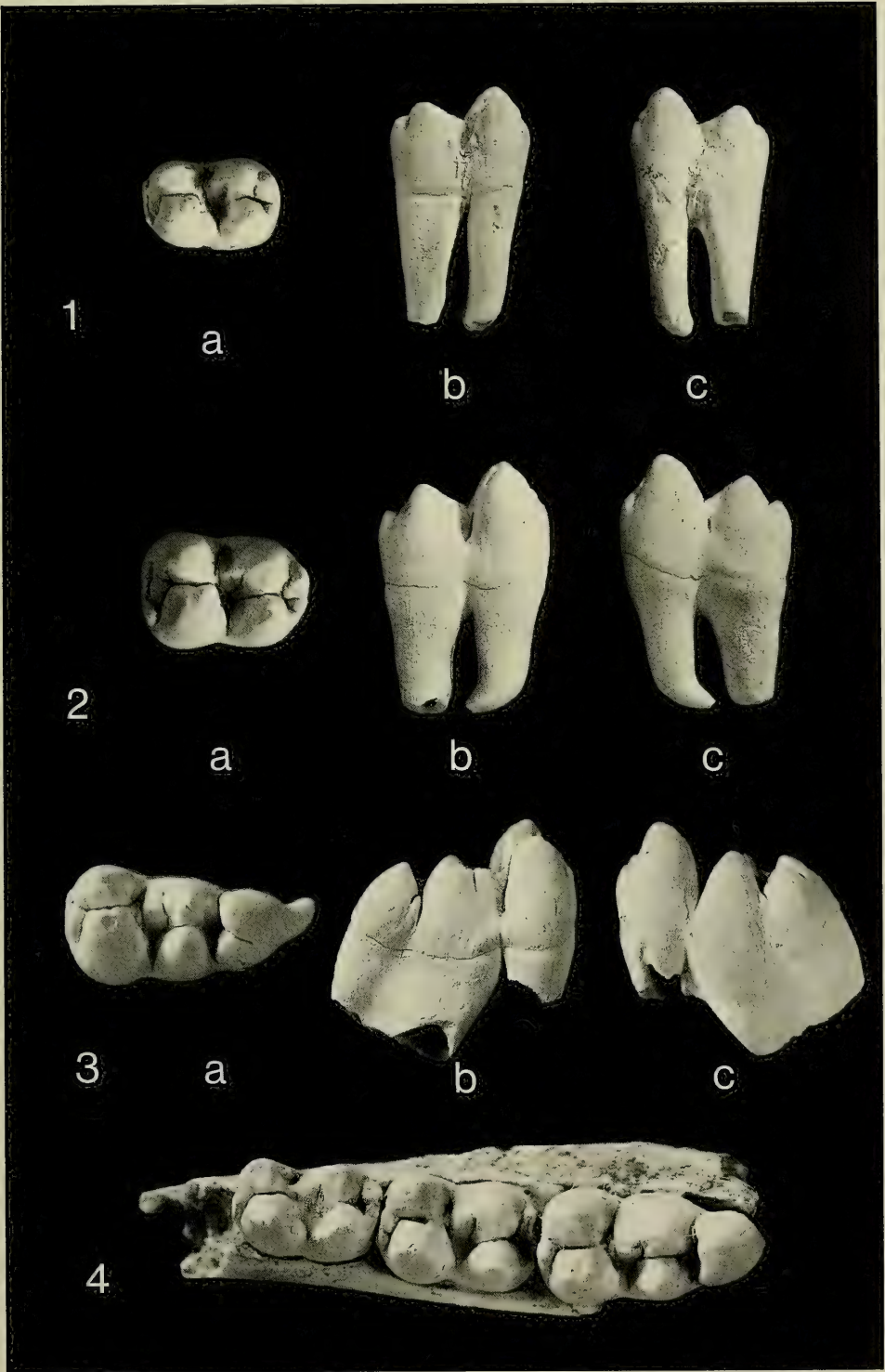
Fig. 2. M_2 dext.; SMNS 45004b.

- a: occlusal,
- b: labial,
- c: lingual.

Fig. 3. M_3 dext.; SMNS 44992b.

- a: occlusal, mit gespaltenem Hypoconulid,
- b: labial,
- c: lingual.

Fig. 4. Mandibelfragment dext. mit M_1 – M_3 , Hypoconulid des M_3 einspitzig!, occlusal; SMNS 44991.





Tafel 11

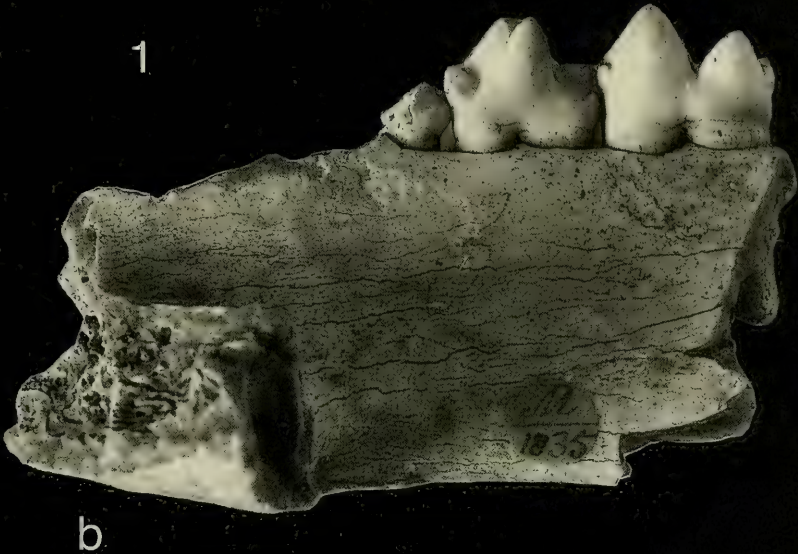
Propalaeochoerus gergovianus (CROIZET 1846).

Fig. 1. Symphysenbruchstück mit den Alveoli des P_1 – P_2 , Bruchrest des P_3 , P_4 – M_1 dext.; Caylux („Phosphorites du Quercy“); BMNH M 1835. – Ca. x2.

a: occlusal.

b: lingual.

Fig. 2. Mandibelfragment mit den Alveoli des P_4 , M_1 – M_3 dext., occlusal; Bach („Phosphorites du Quercy“); BMNH M 1838. – Ca. x2.



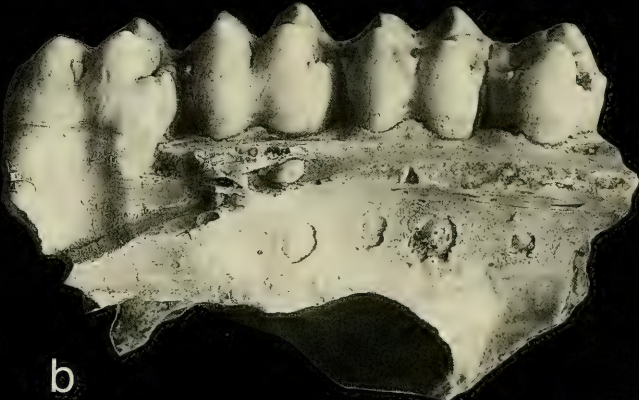
Tafel 12

- Fig. 1. *Propalaeochoerus pusillus* (GINSBURG 1974), Holotypus, Maxillarfragment dext. mit P^4-M^3 ; (Foto vom Abguß). MNHP Qu 15. — „Phosphorites du Quercy“. — Ca. x2.
a: occlusal,
b: palatinal.
- Fig. 2. *Propalaeochoerus gergovianus* (CROIZET 1846) Holotypus, Unterkieferfragment mit P_4-M_3 (fragm.) dext., M_2 (fragm.) sin. (Foto vom Abguß), occlusal; Ivoine (Montagne de Gergovie); MNHP LIM 516. — Ca. x1.

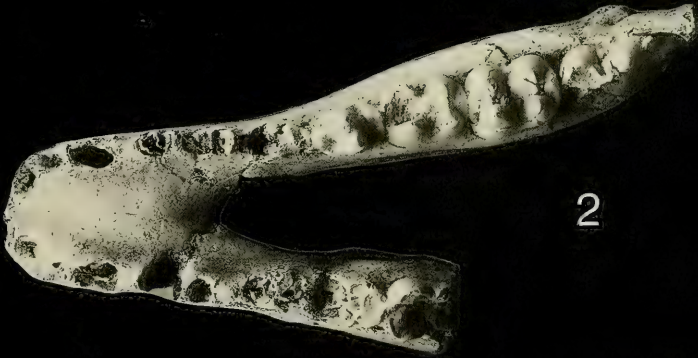


a

1



b



2

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

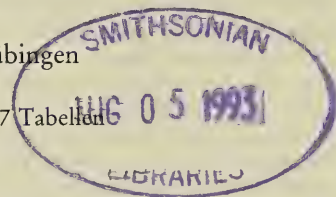
Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 190	173 S., 10 Taf., 56 Abb., 27 Tab.	Stuttgart, 31. 8. 1992
----------------------------	--------	---------	-----------------------------------	------------------------

Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeit-Seen Mit einem Beitrag zur Paläobiologie von *Gyraulus „multiformis“* im Steinheimer Becken

Morphology, function and evolution
of complex Gastropod shells in long-lived lakes
With a contribution to the paleobiology
of *Gyraulus multiformis* in the Steinheim basin

Von Albrecht Gorthner, Tübingen

Mit 10 Tafeln, 56 Abbildungen und 27 Tabellen



Abstract

Freshwater gastropods of the genus *Gyraulus* evolved from primarily simple to complex shells in the tertiary meteorite crater lake of Steinheim am Albuch (Southern Germany). In the recent fauna a similar strong shell sculpture of *Gyraulus* is found particularly among endemic species of long-lived lakes, while smooth-shelled species have normally a wide range of distribution. Theoretically and from a limnological and biological point of view the Steinheim lake could be interpreted as a paleo-long-lived lake. The literature provides no general adaptive explanation for this evolutionary trend of shell sculpture diversification, neither for Steinheim nor for other fossil gastropod evolutionary lineages nor for the recent long-lived lakes.

In the attempt to provide an explanation, analyses of shell thickness and sculpture of proto- and teleoconch of some species, as well as of unusual shell form were carried out. The environment of an organism acts as a selective agent on morphogenesis and thus plays a separate role in an „ecological construction morphology“. Modifying influences of the environment on shell formation of different species are tested in an ecological-experimental analysis (e. g. influence of the ion contents and the temperature of water). Following the empirical middle part of the study hypotheses about the adaptive role of shell sculpture are proposed on the basis of an extensive literature research. The discussion leads – in accordance with the author's experimental results – to their respective falsification.

It is supposed, that a functional explanation of all ornamentations of gastropods is generally impossible. The common condition of sculpture diversification lies in the stability and continuity of the biotope. Due to the fact that physical selection cannot only depend on the factor „time“, a biological explanation of non-functional (macro-)morphogenetic processes is sought

for and proposed for discussion: it is postulated, that the selective forces of the physical and biological environment of an organism are reduced by coevolution of the species in the increasingly isolated ecosystem of a longtime-biotope. Subsequently many endemic, specialized and closely packed species evolve. The biotope is biologically isolated from its environment, since the endemists are a priori best adapted to their habitat and therefore are unbeatably superior to any immigrants. New variants evolving in the lake can economically be tolerated by the ecosystem as the selective pressure decreases and can propagate, though they lack specialized properties of high selective value (effect of domestication). The phenomenon of pattern formation is then increasingly induced by the internal constructional aspect.

The model stresses the absolute time scale and leads to a differentiation of evolutionary phases in a cycle of creation and decay of the individual by morphologically strictly selected and eurytopic gastropods. Only in long-lived lakes — as an exception from the rule — an evolutionary phase of decreasingly adaptive morphogenesis is reached.

Zusammenfassung

Im tertiären Meteorkratersee von Steinheim am Albuch evoluierten Süßwasserschnecken der Gattung *Gyraulus* von einfach gebauten zu komplexen Gehäusen. In der rezenten Fauna findet man entsprechend stark skulpturierte Schalenformen von *Gyraulus* vor allem endemisch in Langzeit-Seen, während die glattschaligen Arten weiträumig verbreitet sind. Der Steinheimer See ist limnologisch und evolutionsbiologisch als Paläo-Langzeitsee theoretisch interpretierbar. Jedoch ist für den evolutiven Trend zur Skulpturdiversifikation weder dort noch in anderen fossilen Schneckenreihen, sowie auch nicht in rezenten Langzeitseen eine generelle adaptive Ursache bekannt. Diese Frage nach Bau, Funktion und Evolution komplexer Ornamentierung steht im Zentrum dieser Arbeit.

Hierzu werden Untersuchungen zur Schalendicke, Skulptur von Proto- und Teleoconch einiger Spezies und zu ungewöhnlichen, korrelierten Schalenformbildungen durchgeführt. In einer ökologisch-empirischen Analyse werden modifikative Einflüsse der Umwelt, z. B. durch Ionengehalt und Temperatur des Wassers auf die Gehäusebildung verschiedener Spezies getestet. Der Umwelt als selektivem Aspekt der Morphogenese wird eine eigenständige Rolle in einer hier definierten „ökologischen Konstruktionsmorphologie“ eingeräumt. Auf der Grundlage einer umfangreichen Literaturrecherche werden im Anschluß an den empirischen Mittelteil der Untersuchung Hypothesen zur Adaptivität formuliert. Ihre Diskussion führt unter Einbezug der eigenen analytischen Versuchsergebnisse jeweils zur Falsifikation.

Es wird vermutet, daß eine funktionale Erklärung aller Ornamentbildungen bei Gastropoden auch nicht möglich sein wird. Die übergreifende, gemeinsame Bedingung aller Skulpturdiversifikation ist die Stabilität und Kontinuität des Biotops. Da sicher keine physischen Selektionsfaktoren von der „Zeit“ alleine abhängen können, wird eine biologische Erklärung für die Möglichkeit nicht-funktionaler (makro-)morphogenetischer Prozesse gesucht und zur Diskussion gestellt: Es wird angenommen, daß in Langzeit-Biotopen die Selektivkräfte der physikalischen und biologischen Umwelt eines Organismus durch Koevolution der Spezies in einem zunehmend isolierten Ökosystem verringert werden. In Folge entstehen viele endemische, spezialisierte und eng eingensichte Arten. Der Biotop ist dann von der Umgebung biologisch isoliert, da die Endemiten a priori am besten an ihre Umgebung angepaßt sind und jeden Immigranten auskonkurrieren können. Die weiterhin mutativ entstehenden Varianten werden bei nachlassendem Selektionsdruck aber vom Ökosystem ökonomisch eher toleriert und vermehren sich, obwohl sie primär keinen Adaptivwert besitzen (Domestikationseffekt). Die Erscheinung der Musterbildung wird dann vielmehr vom bautechnischen Aspekt bestimmt.

Das Modell betont den absoluten Zeitmaßstab und führt zu einer Unterscheidung evolutionärer Phasen in einem Zyklus zwischen Entstehung und Vergehen des individuellen Biotops. In der Regel sind limnische Biotope ephemer und daher von morphologisch streng selegierten und euryöken Gastropoden bewohnt. Erst in Langzeitseen wird die Phase abnehmend adaptiver Morphogenese — als Ausnahme von der Regel — erreicht.

Im Gedenken an
GRÄFIN MARIA VON LINDEN (1869–1938)
- der ersten Frau an der Universität Tübingen.

Sie promovierte im Jahre 1895 im Fach Zoologie mit dem Thema:

„Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung
bei den Gehäuseschnecken des Meeres“

Erste und schönste Erwähnung der Schnecken von Steinheim in der Literatur durch den herzoglich württembergischen Leibarzt ROSINUS LENTILIUS (1657–1733):

„Heute wurden mir aus dem Heidenheimer Distrikt nahe dem Dorfe Steinheim in einer Sandgrube ergrabene winzige, blendend weiße Schälchen überbracht, einige in der Größe vom Samen des Hanfes, die meisten kleiner, viele so winzig, daß man sie kaum mit bloßem Auge unterscheiden kann. Gleich Schnee erglänzen sie weiß in einem überaus ergötzlichen und gar seltenen Anblick; sehr viele runde, auch etliche kegelförmige wurden von mir gesehen. Sie werden in jener Sandgrube schon viele Jahre hindurch zusammen mit dem weißen Sande nahe der Oberfläche ergraben und für den häuslichen Gebrauch feilgeboten, um Fußböden, hölzerne Gefäße etc. zu scheuern. Niemals habe ich etwas Seltsameres gesehen, womit sich die Phantasie beschäftigen könnte. Denn was man über Naturspiele sagt, sind für mich in Wirklichkeit Spiele der Phantasie. Die Natur bringt nichts ohne Zweck hervor. Zu welchem Zweck aber mag sie derartige Schälchen bilden, in solcher Zahl, in allen Stücken höchst vollkommen. Daß es kleine Tiere gewesen seien, kann man sich ganz und gar nicht vorstellen, mag man sich auch noch so sehr darum bemühen. So winzige Schälchen, in denen kleine Schnecken leben, sind niemals gesehen worden. Und warum schließlich erschöpft sich diese Grube wohl nicht?“

5. Juli 1709

ROSINUS LENTILIUS (1711)

Inhalt

1. Einleitung	5
2. Einführung in die Fragestellung	8
2.1. Ausgangspunkt: Evolution von <i>Gyraulus „multiformis“</i> im tertiären Kratersee von Steinheim am Albuch	9
2.1.1. Lokalität	9
2.1.2. Geschichte	10
2.1.3. Problematik	13
2.2. Erweiterung: Evolution von Gastropoden in Langzeitseen	15
2.2.1. Ein aktualistischer Vergleich: Steinheim – Ohridsee	15
2.2.2. Ein limnologischer Vergleich: Ohridsee – Langzeitseen	17
2.2.3. Erweiterte Problematik	19
2.3. Erläuterung: Evolution der wissenschaftlichen Methode	19
2.3.1. Das konstruktionsmorphologische Dreieck	19
2.3.2. Das Thema: Fragestellung – Organismus – Umwelt	21
2.3.3. Eine wissenschaftstheoretische Gliederung	22
3. Material und Methoden	24
3.1. Spezies	24
3.2. Fundpunkte	25
3.3. Parameter	26
3.3.1. Entwicklung der Zuchtmethoden	26
3.3.1.1. Einleitung	26
3.3.1.2. Sediment	27

3.3.1.3.	Futter	28
3.3.1.4.	Gefäße, Belüftung, Beleuchtung, Temperatur	29
3.3.1.5.	Wasser und Ionen	29
3.3.2.	Gehäusegröße und Schalendicke	30
3.3.3.	Nomenklatur	30
4.	Bau von Gastropodenschalen	31
4.1.	Bildung der Schale durch den Weichkörper	31
4.2.	Dicke der Schale	36
4.2.1.	Einleitung	36
4.2.2.	Natürliche Variabilität der Schalendicke	37
4.2.2.1.	Geographische Variabilität	37
4.2.2.2.	Tiefengradient	40
	Einleitung	40
	Temperaturverhältnisse	40
	Synökologie	40
	Diversität	42
	Messungen der Schalendicke	44
	Vergleich Alpsee – Bodensee	45
	Diskussion	47
4.2.2.3.	Meereshöhe	48
4.2.3.	Heritabilität der Schalendicke bei <i>Valvata</i>	49
4.2.4.	Züchtung unter Variation der Umwelt	50
4.2.5.	Evolution der Schalendicke von <i>Gyraulus „multiformis“</i>	51
4.3.	Skulptur des Protoconchs	53
4.3.1.	Einleitung	53
4.3.2.	Protoconch-Skulptur bei einigen Süßwassergastropoden	54
4.3.3.	Variabilität und taxonomische Verwendung embryonaler Skulpturmerkmale bei der Gattung <i>Gyraulus</i>	57
4.3.4.	Evolution der Protoconch-Skulptur bei <i>Gyraulus „multiformis“</i>	59
4.4.	Skulptur des Teleoconchs	60
4.4.1.	Morphologisch-deskriptive Analyse	60
4.4.1.1.	Einleitung	60
4.4.1.2.	Mitteleuropäische Süßwassergastropoden	60
4.4.1.3.	Endemische Gastropoden des Ohridsees	63
4.4.1.4.	Gastropoden aus Langzeitseen	65
4.4.1.5.	Komplexe marine Gehäuse: <i>Murex pecten</i>	66
	Einleitung	66
	Ontogenetische Entwicklung der Skulpturelemente	69
	Peristomatische Differenzierung der Skulpturelemente	73
	Ein hierarchisches Modell der Musterbildung	79
4.4.1.6.	Ansätze von limnischer Skulpturbildung	80
4.4.1.7.	Evolution der Teleoconch-Skulptur bei <i>Gyraulus „multiformis“</i>	82
4.4.2.	Ökologisch-empirische Analyse	84
4.4.2.1.	Einleitung	84
4.4.2.2.	Ökologie und Variabilität bei <i>Gyraulus (Armiger) crista</i>	85
4.4.2.3.	Experimentell induzierte Skulpturbildung bei <i>Potamopyrgus</i>	89
4.4.2.4.	Züchtung unter Variation von Temperatur und Ionengehalt	92
4.4.2.5.	Schlußfolgerungen	95
4.5.	Form der Schale	96
4.5.1.	Einleitung	96
4.5.2.	Evolution der Gewindehöhe bei <i>Gyraulus</i>	97
4.5.3.	Skalariden	98
4.5.4.	Rasche Veränderung der Schalenform bei <i>Bithynia tentaculata</i>	100
5.	Umwelt als Evolutionsbedingung komplexer Schalenskulptur	101
5.1.	Verbreitung von Schalenskulptur	101

5.1.1. Grundlagen einer Skulpturbewertung	101
5.1.1.1. Einleitung	101
5.1.1.2. Bewertungsschlüssel	101
5.1.1.3. Anwendung	103
5.1.2. Der biogeographische Aspekt	104
5.1.2.1. Vergleich endemischer und ubiquitärer Faunen	104
5.1.2.2. Schalenskulptur im euro-asiatischen Raum	105
5.1.3. Der paläontologische Aspekt	110
5.2. Der Lebensraum	112
5.2.1. Seen	112
5.2.2. Langzeitseen	115
5.2.3. Paläo-Langzeitseen	116
5.3. Ökologische Beziehungen zu Schalenmerkmalen	118
5.3.1. Körpergröße	118
5.3.2. K- und r-Strategie	119
5.3.3. Lebensweise, Ernährung und Stachelbildung	122
5.3.4. Räuber-Beute-Beziehung	124
6. Begriffsbildung: thalassoide Form — komplexe Schalenskulptur	128
7. Funktion von Schalenskulptur — Hypothesen und Diskussion	130
7.1. Einleitung	130
7.2. Skulpturfunktion bei Bivalviern	130
7.3. Skulpturfunktion bei Gastropoden: Hypothesen	131
7.3.1. Mechanistisch: Wellenschlag	131
7.3.2. Physiologisch: Ionengehalt des Wassers	132
7.3.3. Synökologisch: Räuber-Beute-Beziehung	134
7.3.4. Weitere Hypothesen	135
7.4. Wissenschaftstheoretische Problematik	135
8. Schlußfolgerungen — eine evolutionsbiologische Synthese	136
9. Literatur	140

1. Einleitung

Schneckengehäuse erregten seit jeher das Interesse des Menschen und weckten die Sammlerleidenschaft. Neben der einfachen Schönheit der logarithmischen Spirale (THOMPSON 1917) ist es die oft komplexe Symmetrie der Skulptur und Zeichnung, die ins Auge springt. Gehäusemerkmale alleine genügten früheren Malakozoologen (Weichtierforschern) zur Artbeschreibung, weshalb sie sich Conchyliologen nannten. Eine Inflation von Artnamen, etwa durch Autoren wie WESTERLUND oder BOURGUIGNAT, war die Folge. Später entdeckte man, daß Schalenvariation mit der Anatomie des Weichkörpers der Tiere oft wenig zu tun hatte. Daher ist verständlich, daß heutige Zoologen bei der Schalenbeschreibung zurückhaltend und gegenüber Conchyliologie mißtrauisch sind. Bereits 1896 schrieb M. v. LINDEN: „Während der Betrachtung der Gehäuse früher von Seiten der Forscher allgemeines Interesse zugewendet wurde, blieb dieses Gebiet in neueren Zeiten hauptsächlich dem Paläontologen überlassen. Der Zoologe machte sich fast ausschließlich das Studium des Thieres selbst zur Aufgabe und schenkte der Schale als einem systematischen Merkmal zweiter Ordnung geringere Beachtung“ (LINDEN 1896). Doch liegt es in der Natur der Sache, daß jede phylogenetische Rekonstruktion, die auf nur einem Organ aufbaut, von Konvergenzen getäuscht wird, wenn der Merkmalskomplex zu wenige Details bietet.

Bis heute fehlt eine Systematisierung der Schalenbeschreibung und eine vergleichende Bearbeitung von Schalenskulptur. WRIGLEY (1946, 1948) beschrieb Skulpturen mariner Mollusken und versuchte eine Terminologie aufzubauen, bei der er allerdings oft nicht einmal zwischen Struktur und Skulptur klar unterschied. Viel Information liegt verstreut in unzähligen Einzelpublikationen, verwischt in der individuellen Nomenklatur eines Erstbeschreibers und versteckt in einem untergeordneten Abschnitt des Textes, oft ohne Abbildung der Gehäuse. Schwach ausgeprägte Skulptur bei Süßwassergastropoden wird oft ignoriert. Komplexe marine Gehäuse sind andererseits manchmal mit Worten nur noch schwer zu beschreiben. Vergleichende Conchyliologie wurde am häufigsten bei Schalen mit mittlerem Komplexitätsgrad von Skulpturbildung, wie z. B. bei der Familie Viviparidae, betrieben.

Den Zusammenhang zwischen Morphologie des Mantelrandes und der Schalenskulptur bei *Viviparus* hatte LEYDIG (1876) gefunden. ANNANDALE (1919, 1924) stellte vergleichende zoologische und paläontologische Untersuchungen an. FRANZ (1932) verband Morphometrie mit Phylogenie und Biogeographie. KESSEL (1933) widmete sich ausführlich den Schalen zweier Vivipariden. FRÖMMING (1953) beschrieb die Variabilität der Pigmentierung. Vivipariden hatten auch Bedeutung erlangt in zahlreichen Fossilfundstätten (NEUMAYR & PAUL 1875; ANNANDALE 1919; WILLMANN 1981; FUCHS 1936).

Einen ökologischen Bezug von Schalenbildung zur Umwelt, besonders zum Klima untersuchte für terrestrische Gastropoden RENSCH (1932), für marine STRAUCH (1972), und GRAUS (1974) sowie HAAS (1922) diskutieren limnische Skulpturbildung unter allgemeineren Gesichtspunkten. Variabilität und Erblichkeit von Charakteren, u. a. von Gehäusen, behandelt PELSENEER (1920).

Die Kluft zwischen paläontologischer Artbeschreibung mittels Schalenmaterial zwecks stratigraphischer Verwendung und der Entwicklung einer malakologischen Systematik auf Grund anatomischer Merkmale wird dort problematisch, wo Gastropodenreihen zum Test evolutiver Modelle herangezogen werden. Für das Steinhelmer Becken war seit jeher die Frage der Bedeutung von Skulpturmerkmalen wichtig. Bei der Diskussion von „punctuated equilibrium“ an Gastropoden des Turkanasees (WILLIAMSON 1981) ist Ökophänotypie in den Brennpunkt gerückt (BOUCOT 1982; KAT & DAVIS 1983), aber es fehlen experimentelle Nachweise von Modifikationen der Schale durch das Milieu.

Aus der Sicht des Systematikers mag die hohe Variabilität von Schalenmerkmalen sicher wenig „nützen“. Für die Genetik und Evolutionsbiologie muß dies jedoch um so mehr eine Herausforderung sein. Schalenmerkmale sind zweifellos Eigenschaften von Arten, die der Beschreibung und Erklärung bedürfen, auch wenn sie nur ein kleiner Teil des Gesamtorganismus und letztlich nur das Produkt des Mantelrandes sind. Für die Paläontologie liegt darin eben fast alles, was für sie an morphologischer Information über diesen Organismus übrig bleibt. Diesem Interesse des Paläontologen kamen biologische Untersuchungen nicht im notwendigen und gewünschten Maße entgegen.

Ob die intraspezifische Variabilität von Schalenmerkmalen im Vergleich zum Bau des Weichkörpers wirklich viel größer ist, bleibt zu bezweifeln, wenn man folgende Überlegung anstellt: Schalen sind als solide, fossilisierbar Exoskelette viel häufiger gesammelt, betrachtet und beschrieben worden als aufwendig zu konservierende Weichkörper mit und ohne Schale. Ein Blick in die naturhistorischen Museen wird das leicht bestätigen. Trockene Hartteile sind direkt oberflächlich zu betrachten,

während z. B. ein Nervensystem erst einmal kunstvoll präpariert werden muß. In derselben Arbeitszeit wird man wohl einige hundert Schalen beschreiben können, hingegen nur ein einziges internes Organsystem. Zu fragen ist auch, ob Malakologen die Präparation des Weichkörpers an ebensovielen Individuen einer Art ausführten, wie sie zur Schalenbeschreibung verwendeten. Zu fragen ist ferner, ob nach der anatomischen Erstbeschreibung einer Art überhaupt wiederholte Sektionen vorgenommen werden und nicht vielmehr „die äußere Erscheinung“, also doch wieder vor allem die Schale, als Feldmerkmal genügen muß. Da Variabilität bekanntlich eine Größe ist, in die der Probenumfang eingeht, könnte die immer wieder konstatierte Schalenvariabilität ein statistisches Artefakt des Datensammelns sein. Schalen „sieht“ man eben bei Gastropoden häufiger als Radulae, Kopulationsapparate und Nervensysteme. Ein systematischer Fehler liegt bei der „systematischen“ Bewertung der Conchyliologie nahe und es gibt gute Gründe, Schalenbeschreibung nicht zu vernachlässigen, bloß weil der Gegenstand intraspezifisch variabel ist.

Letztlich sind es die Gehäuse, mit denen die Tiere in direkten und ständigen Kontakt zur Umwelt treten, also auch, wenn sie sich im Falle widriger Umstände zurückziehen oder eindeckeln. Gerade in solchen überlebenswichtigen Notsituationen kann die Schale ihre bedeutende Rolle für die Vitalität des Gesamtorganismus zeigen. Dort wirkt die Selektion hart und beständig. Dort werden geringe Veränderungen des Selektionsdruckes aber auch verstärkt morphologisch erkennbar.

Vorliegende Arbeit versucht Skulpturen von Gastropodenschalen im Rahmen einer ökologischen Konstruktionsmorphologie (Kap. 2.3.1) zu sehen. Hier ist die Art der Fragestellung für das Ergebnis wichtiger als der Umfang untersuchter Taxa und Individuen und der resultierenden Datenmenge. Eine umfassende conchyliologische Beschreibung aller limnischen Gastropodenarten und ihrer geographischen und ökologischen Varianten ist nicht möglich – nicht einmal für eine einzige Spezies – und auch nicht sinnvoll. Denn das Ziel der wissenschaftlichen Methode ist primär nicht, die Menge an Daten über die Natur zu erhöhen, sondern mit Sammeln aufzuhören, sobald ein allgemeines Gesetz erkennbar wird, von dem aus weitere Daten deduzierbar wären. Nirgendwo sonst in den Biowissenschaften scheint mir das Mißverhältnis zwischen Datenansammlung und Theoriebildung größer als in der Conchyliologie, beim Anblick der Schneckenschalen von Millionen von Individuen in den Schränken der naturhistorischen Museen, mit denen kaum mehr jemand wissenschaftlich arbeitet.

Zu einer Theorie der Entstehungsursache von Schalenmustern gibt es zwei bedeutende Ansätze mit sehr unterschiedlichem historischen Hintergrund.

Gräfin MARIA VON LINDEN beschrieb in ihrer Dissertation (LINDEN 1896) in Tübingen „Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuse-schnecken des Meeres“ und publizierte 1898 über „Unabhängige Entwicklungsgleichheit bei Schneckengehäusen“ (LINDEN 1898). Sie erkannte erste Regeln der Pigment-, Skulptur- und Formentwicklung bei Gastropoden. Diese Ergebnisse fanden zu ihrer Zeit keine angemessene Würdigung und sind auch im verbal gehaltenen Stil schwer zugänglich. Ihr Thema kommt jedoch meinem Gegenstand am nächsten. Diese Umstände und da es die erste Dissertation einer Frau an der Universität Tübingen war (RUPP 1978), gab Veranlassung, meine Arbeit im Gedenken an Gräfin MARIA VON LINDEN zu verfassen.

Der zweite, moderne Ansatz geht nicht den induktiven beschreibenden Weg, sondern den deduktiven, der Spezialfälle durch Simulation von realen Schalenmustern

aus einem hypothetischen mathematischen Modell gewinnt. Er wurde neben anderen ebenfalls in Tübingen beschritten (GIERER & MEINHARDT 1972).

Die Frage der Funktionalität von Schalenmustern in einer adaptiven Beziehung zur Umwelt wurde in den beiden Ansätzen nicht einbezogen. Sie ist das Ziel vorliegender Arbeit. Hierfür werden im analytischen Hauptteil (Kapitel 4 und 5) aus den Aspekten der ökologischen Konstruktionsmorphologie Grundlagen geliefert werden.

Dabei steht zunächst in Kapitel 4 die morphologische Analyse von Bau und Bildung der Gastropodenschale im Vordergrund. In Kapitel 5 wird dann die ökologische Beziehung zwischen Organismus und Umwelt betont. Der phylogenetische Aspekt wird bei jedem morphologischen Teilbereich exemplarisch an Hand der Evolution von *Gyraulus „multiformis“* von Steinheim behandelt.

Der morphologische Aspekt geht, entsprechend der Ontogenie des Individuums, vom Weichkörper aus. Nach der Betrachtung von Schalendicke als separater Größe wird die Skulptur der Schale zunächst am embryonalen Protoconch, dann am Teleoconch des Adulttieres analysiert. Ein deskriptiver Teil wird durch einen empirischen zur Phänotypie von Schalenbildungen ergänzt. Die Morphologie der Gewindeformen, als tertiäre Kategorie nach der Skulptur und der hier nicht behandelten Struktur der Schale, bildet die letzte Betrachtungsebene.

Auf dieser Informationsbasis wird es dann möglich, den Begriff komplexer Schalen-skulptur zu präzisieren (Kap. 6) und nach der historischen Zusammenstellung von Hypothesen zur Funktionalität (Kap. 7) diese zu diskutieren.

Dank

Mein Dank für die wertvolle Unterstützung meiner Arbeit gilt vor allem Herrn Prof. Dr. A. SEILACHER bei der Betreuung der Dissertation. Herrn Priv.-Doz. Dr. C. MEIER-BROOK danke ich u. a. für die sachkundige und stets hilfsbereite Beantwortung meiner Fragen zur Biologie von *Gyraulus*. Herr Prof. Dr. W.-E. REIF ermöglichte mir dankenswerterweise den Zugang zur Literatur über Steinheim und zu historischen Daten, während Herr Dr. R. RÄHLE mich in Fragen allgemeinerer Art zur Faunistik und Malakologie hilfreich unterstützte. Herr Dr. H. JANZ überließ mir freundlicherweise Daten und Material von *Armiger* aus seiner Dissertation, und Herr Dr. N. WAWRA betreute mich bei mehreren Arbeitsaufenthalten am Naturhistorischen Museum in Wien vorzüglich. Meinen Eltern danke ich herzlich für ihre Geduld in der Zeit, die zur geistigen Reife der Arbeit notwendig war. Für die Durchführung der Arbeit standen keine Sachmittel zur Verfügung, jedoch danke ich dem SFB 230 (Natürliche Konstruktionen) für die finanzielle Unterstützung der Analyse von *Murex pecten* (Kap. 4.4.1.5), der Studienstiftung des Deutschen Volkes und der Magura-Stiftung Bad Urach für die zeitweise Gewährung von Stipendien.

2. Einführung in die Fragestellung

Der Ausgangspunkt der Fragestellung liegt im fossilen Schalenmaterial des tertiären Meteorkrater-Sees von Steinheim am Albuch in Süddeutschland. Dort ist die evolutive Entfaltung von Süßwasserschnecken paläontologisch dokumentiert (Abb. 1). Die Formenreihe besitzt hohe taxonomische und morphologische Diversität. Aber trotz langer Forschungsgeschichte ist die Paläobiologie der Zönose wenig hinterfragt worden, und die funktionelle Ursache der Radiation blieb unbekannt.

Die nun folgenden Einführungskapitel sollen einen kurzen Abriss des Kenntnisstandes in der Steinheim-Forschung geben, diesen zu einer wissenschaftlichen Fragestellung allgemeinerer Beziehung erweitern und deren theoretische Vorbedingungen erläutern.

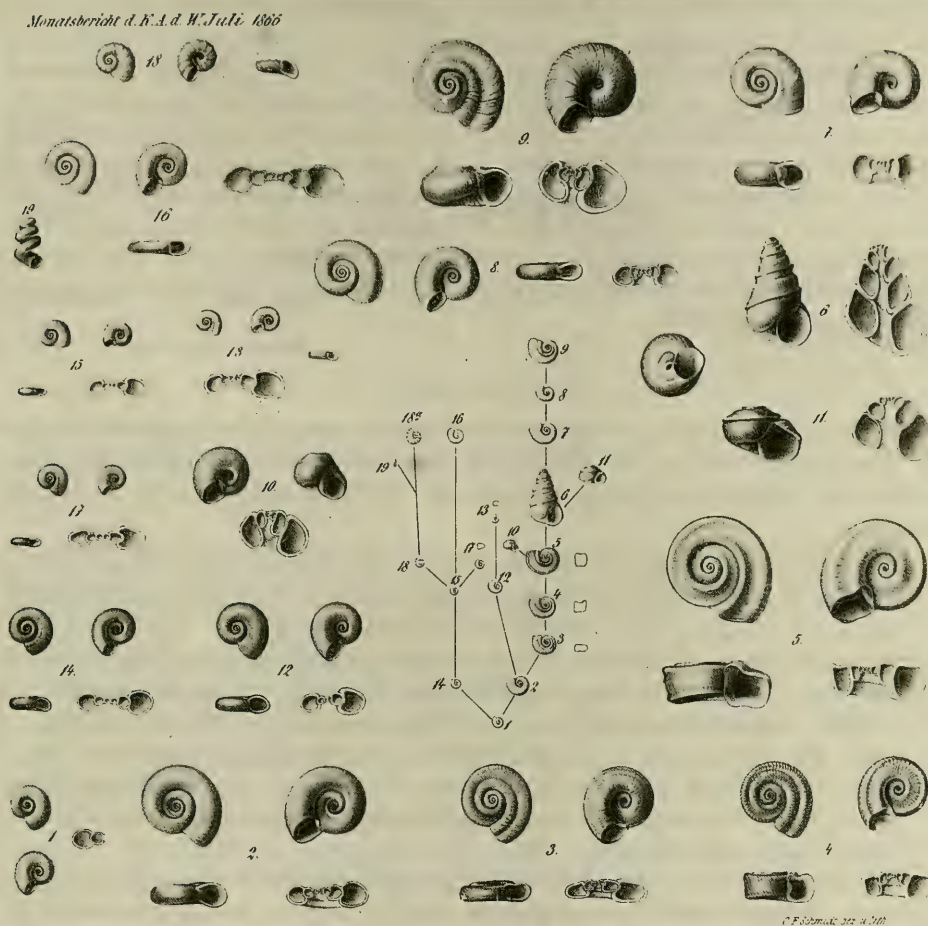


Abb. 1. Morphologie und Stratigraphie der Süßwassergastropoden der Gattung *Gyraulus* (Planorbidae) aus dem tertiären Kratersee von Steinheim am Albuch in Süddeutschland. Reproduktion aus HILGENDORF (1867). Die Kombination in einem phylogenetischen Zusammenhang ist die älteste bekannte Stammbaumdarstellung fossiler Lebewesen. Die Spezies wurden von HILGENDORF als „Variationen“ von *Planorbis multiformis* angesehen (vgl. Abb. 40). var.: 1) *aequeumbilicatus* (= *kleini*), 2) *steinheimensis*, 3) *tenuis*, 4) *sulcatus*, 5) *discoideus*, 6) *trochiformis*, 7) *oxystoma*, 8) *revertens*, 9) *supremus*, 10) *rotundatus*, 11) *elegans*, 12) *kraussii*, 13) *pseudotenuis*, 14) *parvus*, 15) *minutus*, 16) *crescens*, 17) *triquetrus*, 18) *costatus*, 18a) *costatus major*, 19) *denudatus*.

2.1. Ausgangspunkt: Evolution von *Gyraulus „multiformis“* im tertiären Kratersee von Steinheim am Albuch

2.1.1. Lokalität

Das Steinheimer Becken ist heute ein nahezu kreisrunder Kessel von 100 m Tiefe und 3400 m Durchmesser im Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Abb. 12). Er entstand, zusammen mit dem benachbarten Nördlinger Ries, durch Einschlag eines kos-

mischen Körpers vor ca. 14,7 Millionen Jahren (GROSCHOPF & REIFF 1971; GROSCHOPF & REIFF 1982). Von diesem an sich bemerkenswerten Ereignis ist in diesem Zusammenhang alleine von Bedeutung, daß in dem ursprünglich 250 m tiefen Krater mit 150 m hohem Zentralhügel durch Grundwasserzufluß ein isolierter Süßwassersee entstehen konnte. Die für die Evolution der in diesen See immigrierenden Fauna wichtigen Faktoren (Lokalklima, Tiefe, Karstsee, Zentralinsel, Lebensdauer) waren so außergewöhnlich, daß sie in dieser Kombination in der heutigen Welt nicht realisiert sind (vergl. HUTCHINSON 1957). Letztlich ist für die aktualistische Vergleichbarkeit der Paläobiologie von Vorteil, daß im erdgeschichtlichen Maßstab das Ereignis nicht sehr weit zurückliegt: Tertiär, Miozän, Oberes Badenium, Säugerzone MN7 (BAHRIG et al. 1986).

2.1.2. Geschichte

Die Geschichte des Sees im Steinheimer Krater ist, im Vergleich zum Nördlinger Ries (JANKOWSKI 1981) nur bruchstückhaft bekannt und zur Lösung einiger paläobiologischer Fragen unbefriedigend bearbeitet. Wichtige und gesicherte Ergebnisse sind:

- Die Sedimentationsrate des Sees war gering. Im verkarsteten Weißjura gab es weniger Erosion durch Oberflächenwasser, wohl aber Eintrag gelöster Mineralien durch sublakustrische Quellen (GORTHNER 1984 b).
- Durch die Tiefe des Beckens und die besondere Hydrologie bedingt existierte der Wasserkörper über einen relativ langen Zeitraum von mindestens einigen 100 000, vielleicht sogar mehr als einer Million Jahren. Dies läßt sich nachweisen durch die Säugerfauna der seegeschichtlich späteren Ablagerungszeit in Steinheim, die erheblich jünger ist als die frühen Fossilfunde des Nördlinger Rieses (REIFF 1988). Vorausgesetzt wird ursächliche und folglich auch zeitlich gleiche Entstehung beider Krater.
- Der Seespiegel schwankte, durch tektonische Hebung und Senkung bedingt, in zwei Transgressions-Regressions-Zyklen. Dies ist eine weitere Stütze für die Annahme einer langen Lebensdauer des Biotops.
- Klimatische, hydrologische und tektonische Veränderungen führten zu einem wechselnden Eindampfungsgrad des Gewässers und somit zu Veränderung des Ionengehalts. Dies äußert sich in den Sedimenten (BAJOR 1965) mit einer Erniedrigung des Ca/Mg-Verhältnisses, Zunahme von Aragonitbildung und Dolomitisierung. Eine Hydrothermalphase (GOTTSCHICK 1919/1920; KLÄHN 1922) ist dagegen auszuschließen.
- Trotz der genannten physikalischen Umweltveränderungen trocknete der Steinheimer See zwischenzeitlich nie aus und wurde nie zu einem für die Mollusken lebensfeindlich-hypersalinen Gewässertyp, was die Kontinuität der Gastropodenreihe belegt.
- Die Schichtung der Steinheimer Sedimente – etwa am Zentralhügel – entspricht in weiten Teilen der ursprünglichen Ablagerungsfolge und ist nicht schwerwiegend durch Rutschungen gestört.

Die Geschichte der Lebenswelt der „Oase von Steinheim“ (FRAAS 1903) ist aus paläontologischer Sicht in zahlreichen Arbeiten aufgezeichnet. Hier kann nur auf die Gastropoden-Forschung eingegangen werden. Den besten Überblick über die Formen- und Abstammungsverhältnisse gibt auch heute noch die Lithographie aus HIL-



Abb. 2. Stratigraphie der sogenannten Hauptreihe von *Gyraulus* aus Steinheim in der heute gültigen Nomenklatur (vgl. Abb. 1) (nach MENSINK 1984).

GENDORF (1867) (Abb. 1). Für die moderne stratigraphische Gliederung und Morphometrie der Gastropoden ist die Arbeit von MENSINK (1984) (Abb. 2) von wesentlicher Bedeutung. Wichtige und gesicherte Ergebnisse sind:

- In den frühesten Seesedimenten findet man noch 16 Arten von Wasserschnecken und zwei Muscheln (GOTTSCHICK & WENZ 1919–1922)
- Mit dem Beginn der Aragonitbildung sterben 13 Arten der Gastropoden sowie die Muscheln aus (GOTTSCHICK 1919/1920; GOTTSCHICK 1925). Es existieren weiter (Abb. 3):
Radix dilatata NOULET
Pseudamnicola pseudoglobulus D'ORBIGNY
Gyraulus kleini (GOTTSCHICK & WENZ 1916)
- *Pseudamnicola* lebt im See während seiner ganzen Existenzdauer, *Radix* stirbt nach der ersten Regressionsphase aus (MENSINK 1984). *Gyraulus kleini* geht evolutiv in *Gyraulus steinheimensis* über und hört damit als Spezies auf zu existieren (GORTHNER 1984 a)
- *Gyraulus kleini* ist eine Art der Familie Planorbidae und gehört zur rezenten Gattung *Gyraulus* (GORTHNER 1984 b).
- *Gyraulus kleini* ist die Stammart der Steinheimer Evolutionsreihe, da er als einziger *Gyraulus* in den ältesten Schichten Steinheims vorkommt und da er auch in der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands weit verbreitet ist (WENZ 1923).
- Die Abwandlung der Gastropoden ist nicht eine bloße Modifikation durch die Umwelt (WENZ 1922), sondern evolutiv (MENSINK 1984; REIF 1984; GORTHNER 1988).
- Mit beginnender evolutiver Abwandlung von *Gyraulus* war die Biozönose Steinheim bezüglich Immigration von Wasserschnecken isoliert. Alle *Gyraulus*-Formen sind durch intralakustrische Speziation entstanden (GORTHNER 1984 b).

Die Geschichte der Erforschung des Steinheimer Beckens reicht weit zurück. Schon im Neolithikum sammelten Menschen die Schneckenschälchen als Schmuck in Ketten. Seit dem 18. Jahrhundert fanden sie Eingang in die Literatur (LENTILIUS 1711, s. Eingangs zit.). Berühmt waren sie „wegen ihrer schönen Erhaltung, ihres

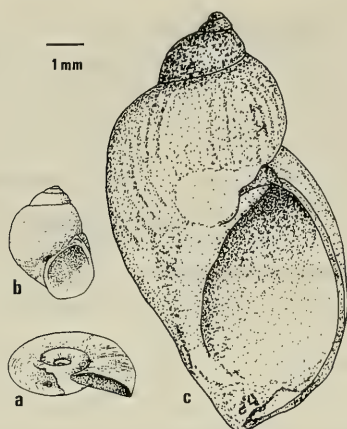


Abb. 3. Artengemeinschaft von Süßwassergastropoden in der Frühphase des Sees von Steinheim (Miozän). a) *Gyraulus kleini*, b) *Pseudamnicola pseudoglobulus*, c) *Radix dilatata*. Nur *Gyraulus* unterliegt später einer tiefgreifenden phylogenetischen Abwandlung und Speziation.

massenhaften Vorkommens, ihrer Eigentümlichkeit und ihrer Variabilität“ (MILLER 1900). Drei Namen sind für den heutigen Kenntnisstand zeichnend: FRANZ HILGENDORF (1839–1904), FRANZ GOTTSCHICK (1865–1927) und HANS MENSINK (1927–1988). Ihre Arbeiten (z. B. HILGENDORF 1867; HILGENDORF 1877 a; HILGENDORF 1877 b; HILGENDORF 1879; GOTTSCHICK 1911; GOTTSCHICK 1919/1920; GOTTSCHICK 1925; GOTTSCHICK & WENZ 1919–1922; MENSINK 1967; MENSINK 1984) widmen sich hauptsächlich der Beschreibung der Arten und ihrem stratigraphischen Vorkommen.

HILGENDORFS Werk hat für die Evolutionslehre und für vorliegende Untersuchung besondere Bedeutung dadurch,

- daß er seine Dissertation (HILGENDORF 1863) in Tübingen unter F. A. QUENSTEDT anfertigte und dabei sein Originalmaterial in der Sammlung des Instituts zurückließ (REIF 1983 a),
- daß dieses Material die erste Stammbaum-Darstellung natürlicher Fundstücke beinhaltet – nur 4 Jahre nach Darwins „Origin of Species . . .“ (DARWIN 1859), die HILGENDORF 1867 publizierte (Abb. 1) (REIF 1983 a),
- daß diese Arbeit bereits Thesen zum punktualistischen Evolutionsmodell (ELDRIDGE & GOULD 1972) enthielt,
- und daß er den „geeigneten Boden für die Forschung nach den Ursachen der Veränderung“ im „Experimentieren an lebenden Thieren“ sah (HILGENDORF 1879) – eine Richtung der Steinheim-Forschung, die der vorliegende Autor mit seiner Arbeit (GORTHNER 1984 b) als erster einschlug und hier fortsetzt.

GOTTSCHICKS Beitrag lag in der Erweiterung der Artenkenntnis und Anhäufung etlicher Kilogramm Schalenmaterial aus Schichten, die heute nicht mehr aufgeschlossen sind. Die Interpretation der Abwandlung der Schneckenreihe erlebt in jener Zeit allerdings eine Entfernung von darwinscher Evolutionslehre (WENZ 1922: bloße Modifikation; PLATE 1919/1920: Orthogenese und Somation; LUBOSCH 1920).

Mit MENSINK (1967) begann die moderne Phase der Steinheim-Forschung (siehe auch BAJOR 1965; DEGENS & LOVE 1965). Jedoch wurde seine Arbeit erst spät publiziert (MENSINK 1984). Die Methodik der Datenverarbeitung war inzwischen soweit fortgeschritten, daß multivariate Statistik (LINDENBERG & MENSINK 1979) hinzugenommen werden mußte, jedoch in die Publikation 1984 und ihre paläontologische Interpretation keinen Eingang fand. Zwei Diplomarbeiten von BAHRIK (1980) und MERGELSBERG (1980) brachten flächendeckende Bohrdaten zur Stratigraphie, woraus eine neue geologische Karte entstand (BAHRIG et al. 1986). Die Ergebnisse MENSINKS bestätigten den 100 Jahre älteren Entwurf HILGENDORFS. Eine Diskussion der neuen Daten in Relation zu anderen, berühmten Gastropoden-Stammreihen (NEUMAYR & PAUL 1875; WILLIAMSON 1981; WILLMANN 1981; GOULD 1968 a; GOULD 1968 c; GOULD et al. 1975; WOODRUFF 1978) fand nicht statt. Über die Ursachen der Radiation gibt es keine Erkenntnisse, obwohl die Frage danach wohl ursprünglich zur Arbeit von MENSINK Anlaß gegeben haben mag.

Eine letzte Phase der Steinheim-Forschung befaßt sich auch mit der Aufarbeitung, Bewertung und Darstellung der Wissenschaftshistorie (ADAM 1980; REIF 1976; REIF 1983 a). Hier, sowie bei KRANZ (KRANZ et al. 1924; KRANZ 1936) sind auch ausführliche Literaturverzeichnisse zu finden. Diese Arbeiten erleichtern die Analyse und ermöglichen dadurch eine neue Synthese der Fakten, womit eine Überleitung von der beschreibenden in die erklärende Phase der Forschung nun erfolgen könnte und sollte.

2.1.3. Problematik

Von der innigen Bewunderung eines ROSINUS LENTILIUS (1711) bis zur breiten Ratlosigkeit in den Schlußfolgerungen MENSINKS (MENSINK 1984: 54–57) sind viele Daten gesammelt, aber nur wenig zur Klärung der evolutionsbiologischen Frage beigetragen worden. Darum soll nun, nach der Zusammenstellung von Ergebnissen und Geschichte der Steinheimforschung, die Frage gerechtfertigt und neu formuliert werden:

Welche selektiven Faktoren bewirkten die evolutive Abwandlung von *Gyraulus „multiformis“* im Steinheimer See? Welche Adaptationen liegen den sich verändernden Gehäuseformen zugrunde?

HILGENDORF (1879) machte sich bereits vorsichtig Gedanken über Anpassungen an Wellenschlag. GOTTSCHICKS Annahme des „Einflusses“ heißer Quellen und von Mineralsalzen blieb rein spekulativ, wurde aber von WENZ (1922) aufgegriffen. Dank seiner Autorität wurde sie so lange als ausreichende Erklärung und Endpunkt der Diskussion akzeptiert, bis der Paradigmenwechsel der Entstehung des Kraters von endogener zu exogener Ursache, Vulkanismus versus Meteoreinschlag, der Hypothese den Boden entzog. KLÄHN (1922) behauptet, in aus heutiger Sicht wissenschaftlich unhaltbarer Form, Thesen zur Lebensweise der Gastropoden, die GOTTSCHICKS Auffassung abgewandelt aufgreifen. Dies hatte jedoch nicht nur GOTTSCHICK (1925) selbst zu einer Replik veranlaßt, sondern der biologische Teil rief auch einen Fachmann der Malakologie, STEUSLOFF (1925), auf den Plan.

Theoretische Betrachtungen von nicht in Steinheim selbst tätigen Autoren brachten keine bedeutenden Einsichten hinzu. Zu erwähnen bleibt, daß DARWIN (1872) in der 6. Auflage seines Werkes auch zu HILGENDORFS Arbeit und der Stein-

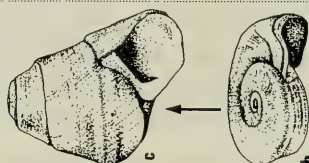
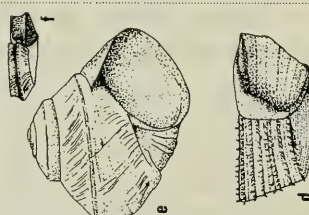
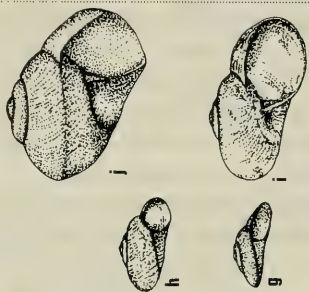
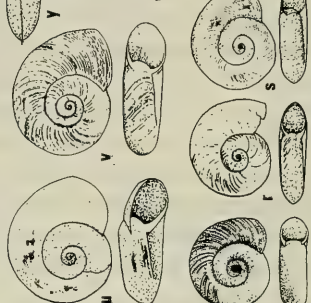
Verbreitung		Gehäuse-Morphologie				Ort
Zeit	See	stentop (endemisch)		eurytop (ubiquitär)		
Tertiär/Miozän	Steinheim					Europa Asien
rezent	Ohrid/Prespa					
	Baikal					
	Biwa					
Maßstab: 1 mm						

Abb. 4. Übersicht über Gehäuseformen und Skulpturierung fast aller beschriebener Spezies der Gattung *Gyraulus* in Eurasien. Die Anordnung erfolgt nach Verbreitungsgebiet (horizontal) und Verbreitungstyp, stenotop oder eurytop (vertikal). In der Regel ergibt sich daraus auch ein morphologischer Trend (rechte Seite): endemische Arten sind komplex gebaut. In fossilen *Gyrauli* des Steinheimer Beckens (links) läßt sich dieser Trend stratigraphisch und phylogenetisch beschreiben.

Spezies: *Gyraulus* a) *kleini*, b) *sulcatus*, c) *trochiformis*, d) *trapezoides*, e) *lychnidicus*, f) *stankovici*, g) *schrencki*, h) *patulaeformis*, i) *amaurionius*, j) *maacki*, k) *biwaensis*, l) *laevis*, m) *rossmaessleri*, n) *riparius*, o) *albus*, p) *acronicus*, q) *malayensis*, r) *euphraticus*, s) *chinensis*, t) *ehrenbergi*, u) *piscinarum*, v) *eugyne*, w) *convexiusculus*, x) *spirillus*, y) *tokyoensis*. a-c, d, o: original; g-j: nach ZHADIN (1952), umgezeichnet; alle übrigen nach MEIER-BROOK (1984), verändert.

heimer Schneckenreihe Stellung nimmt im Kapitel „Über das Fehlen von Zwischenformen in allen Formationen“.

Eine neue theoretische Diskussion entspann sich erst mit den Arbeiten von REIF (REIF 1983 b; REIF 1984), GORTHNER (GORTHNER 1984 a; GORTHNER 1984 b; GORTHNER & MEIER-BROOK 1985; GORTHNER 1988) und GITTENBERGER (1987). Hier werden evolutionsbiologische Daten und Argumente eingebracht und der malakologische Vergleich mit anderen Taxa der Gastropoden gezogen. Diese Arbeiten erschienen z.T. auch in englischer Sprache. Wie GITTENBERGER trefflich bemerkte, wird wohl die ausschließlich deutschsprachige Steinheim-Literatur, mit Ausnahme von HYATT (1880), für das Theoriedefizit und das Fehlen einer gebührenden internationalen Würdigung mit verantwortlich sein.

2.2. Erweiterung: Evolution von Gastropoden in Langzeitseen

2.2.1. Ein aktualistischer Vergleich: Steinheim – Ohridsee

Um die Evolution von *Gyraulus „multiformis“* im tertiären Kratersee von Steinheim verstehen und erklären zu können, muß das Phänomen in einen übergeordneten Zusammenhang gebracht werden. Erst die Erweiterung der Fragestellung gibt die Möglichkeit, ein allgemeines Gesetz zu erkennen (RIEDL 1985). Diese Erweiterung kann in unserem Falle heißen, erstens zu *Gyraulus „multiformis“* möglichst ähnliche Gastropoden oder zweitens einen zu Steinheim möglichst ähnlichen See zu suchen. Besteht ein kausaler Zusammenhang zwischen phylogenetischer Entwicklung und Umwelt, so werden beide Wege des Suchens mit hoher Wahrscheinlichkeit wieder zusammenführen. Eine solche Koinzidenz besteht mit *Gyraulus* im Ohridsee. Dies ist der zu Steinheim ähnlichste, heute existierende Biotop. Da ein neontologisches und ein paläontologisches Objekt in Beziehung gebracht werden, ist dies ein aktualistischer Vergleich.

Von Steinheim ausgehend ist der erste vorgeschlagene Weg zur Suche von Vergleichbarem das Taxon *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae). Die Gattung existiert auch rezent in der paläarktischen Region mit bis zu 6 sympatrischen Arten (MEIER-BROOK 1983). Diese 6 Spezies sind ubiquitär (weit verbreitet). Sechs weitere Arten sind endemisch im Ohridsee und Prespasee in Makedonien (Abb. 4).

Ein morphologischer Vergleich mit der Steinheimer Schneckenreihe zeigt, daß die ubiquitäre Stammart *Gyraulus kleini* den rezenten ubiquitären Gyrauli ähnlich ist. Hingegen ähneln die endemischen Arten Steinheims den Endemiten im Ohrid- und Prespasee. Die Ähnlichkeit der Gehäuse besteht bei Ubiquisten in kleinen, gerundeten, glattschaligen, eben aufgewundenen Formen, bei Endemiten in großen, kantig gekielten, skulpturierten oder behaarten, teils hoch gewundenen Arten. Diese Gehäusetypisierung soll im folgenden als „einfach“ bzw. „komplex“ bezeichnet werden. Auch in Asien gibt es endemische Gyraulen im Biwasee, bzw. die eng verwandte Gattung *Choanomphalus* im Baikalsee. Auch sie besitzen komplexere Gehäuse als die weitverbreiteten Arten. Der Vergleich von 22 rezenten Arten der Gattung *Gyraulus* Eurasiens zeigt (Abb. 4), daß in der Regel komplexe Gehäuseformen auf lokale Verbreitung schließen lassen. Diese Regel gilt für Steinheim insofern, als die Stammreihe die zeitliche Entwicklung einer ubiquitären Stammart zu endemischer Spezies darstellt. Was dort die Paläontologie in der zeitlichen Dimension dokumentiert, zeigt heute die Biologie in der räumlichen Verbreitung. Somit können Paläo- und Neontologie sich zu einem ganzheitlichen Bild ergänzen.

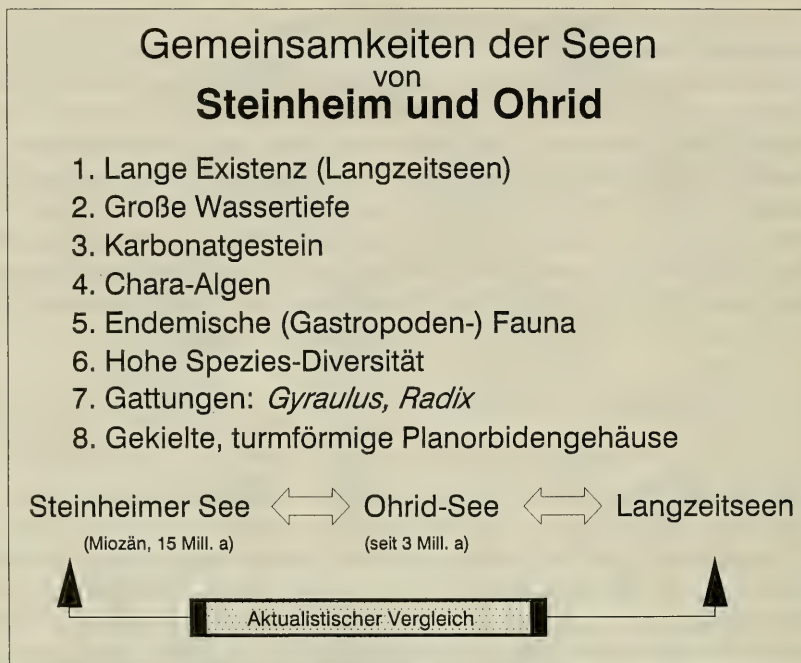


Abb. 5. Typisierung des Steinheimer Sees als Paläo-Langzeitsee durch aktualistischen Vergleich und transitive Begriffsübertragung.

Der zweite vorgeschlagene Weg des Vergleichs bezog sich auf die Physiographie des tertiären Steinheimer Sees. Wie bereits ausgeführt, gibt es bezüglich Entstehung und Physiographie in der Gegenwart nichts direkt Entsprechendes. Die drei bekannten Meteorkrater-Seen der Erde (HUTCHINSON 1957) sind in anderer Beziehung verschieden. Wie zu zeigen sein wird, ist die kosmische Entstehung des Sees jedoch auch gar nicht wesentlich für die Art der Bildung dieser Evolutionsreihe. Die hydrologisch isolierte Lage mit oligotrophem, karbonatreichem Wasser, die geringe Sedimentationsrate und relativ zur Oberfläche große Tiefe sind Besonderheiten des Steinheimer Sees, die eine lange Lebensdauer bedingten. Ein tiefer, oligotropher See im Karst (der tiefste Europas) ist der Ohridsee zwischen Jugoslawien, Albanien und Griechenland. Seine Phytozönose wird von Characeen (Armleuchter-Algen) dominiert, womit er als großer See in der heutigen limnologischen Landschaft Europas eine Seltenheit darstellt. Auch Steinheim war ein *Chara*-See.

Der Ohridsee ist aber viel mehr als ein alter See (Langzeitsee) mit pliozäner Entstehungszeit bekannt (STANKOVIC 1960). Steinheim war gewissermaßen ein „ur“-alter See. Um den Begriff zeitunabhängig verwenden zu können, wird für solche Seen langer Existenzzeit der Terminus „Langzeitsee“ eingeführt (GORTHNER 1988). Er kann auch auf paläontologische Fälle, die per se „alt“ sind, angewendet werden.

Diese limnologischen Charakteristika mögen zwar nicht zwangsläufig das Analogon „Steinheimer See“ heraufbeschwören, führen aber zusammen mit den biologischen Übereinstimmungen zum Resultat, daß der Ohridsee der zu Steinheim ähnlichste existierende See ist (Abb. 5). Diese Erkenntnis und die Chance, beim Studium in wechselseitiger Erhellung beide Seen und insbesondere *Gyraulus* besser verstehen



Abb. 6. Die Lage der rezenten Langzeitseen der Welt, mit einer kontinuierlichen Existenz seit mehreren 100 000 bis Millionen von Jahren.

zu können, führten zu der vorliegender Dissertation wegbereitenden Diplomarbeit (GORTHNER 1984 b). Darin wurde das Modell eines Paläo-Langzeitsees für Steinheim entwickelt. Die Ökologie von *Gyraulus* im Ohridsee bildete den Schwerpunkt der Untersuchungen und brachte einige auf die Lebensbedingungen im Steinheimer See übertragbare Erkenntnisse.

Ein Vergleich zwischen Ohridsee und Steinheimer See war bisher in der Literatur kaum zu finden. HESSE (1928) nahm an, was auch von POLINSKI (1932) aufgegriffen wurde, daß homologe Ähnlichkeit der Schalen und Zugehörigkeit zur selben Art von *Gyraulus* möglich wären, ohne die dagegen sprechenden biogeographischen Argumente zu berücksichtigen. Von MEIER-BROOK (1983: 75) wird der Zusammenhang ebenfalls diskutiert, hier jedoch als Konvergenz gewertet. Ein morphologischer Beweis für diese Auffassung konnte durch prinzipielle Unterschiede in den Embryonalschalen der Ohrid-Gyraulen zu denen von *Gyraulus kleini* erbracht werden (GORTHNER 1984 b).

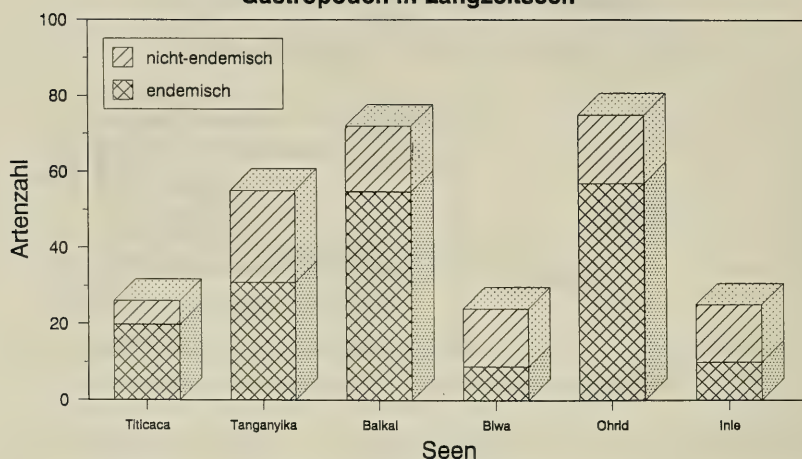
2.2.2. Ein limnologischer Vergleich: Ohridsee – Langzeitseen

Das Charakteristikum des Ohridsees, ein Langzeitsee zu sein, fordert einen Vergleich dieses Sees mit anderen Langzeitseen heraus, wobei zunächst der Terminus erklärt werden soll.

Ein Binnensee hat normalerweise von seiner Entstehung bis zur Sedimentfüllung eine recht kurze Lebensdauer von wenigen 10 000 Jahren. Eine erheblich längere Existenz ist Seen beschert, die in tektonischen Senkungsgebieten wie z. B. Grabenbrüchen liegen. Der älteste See der Erde ist der Baikalsee mit sicher mehr als 10 Millionen Jahren und einer Entstehung im Mio- oder gar Paläozän (BROOKS 1950; KOHZOV 1963). Doch schon eine Existenz von mehr als 100 000 Jahren ist bei Seen selten, und ab dieser fiktiven Grenze soll der Begriff Langzeitsee angewendet werden.

Artenzahl und Endemismus

Gastropoden in Langzeitseen



Fauna des Baikalsees

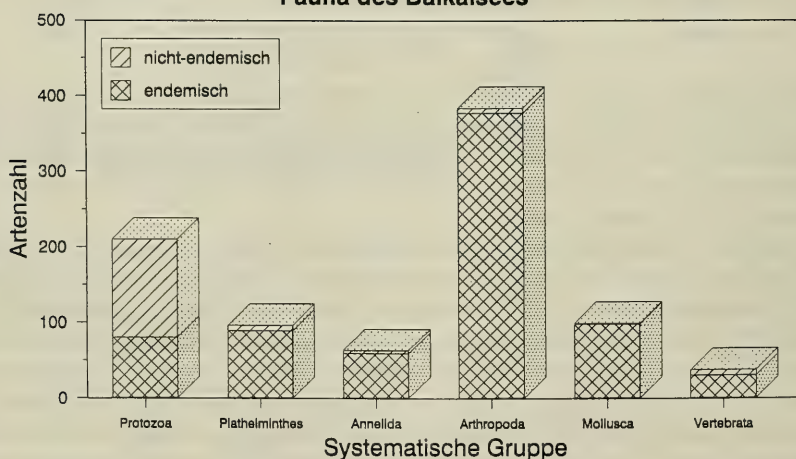


Abb. 7. Die Fauna von Langzeitseen mit hohem Prozentsatz endemischer Arten in zwei Beispielen: (oben) ein Taxon (Gastropoda) in verschiedenen Seen; (unten) verschiedene Taxa in einem See (Baikal). Daten aus BOSS (1978) (oben) und VERESHCHAGIN in BROOKS (1950) (unten).

Es sind neben dem Ohridsee eine Reihe von Seen als Langzeitseen bekannt geworden, wie der Baikalsee, Tanganyikasee, Titicacasee und Inlésee (Abb. 6). In der Paläolimnologie und Paläontologie hat dieser Sachverhalt noch keine Beachtung gefunden, wohl deshalb, weil solche Zeiträume für Geologen und Paläontologen nichts Ungewöhnliches darstellen. Die Biologie der Langzeitseen wird von BROOKS (1950) beschrieben. Für die Gastropoden dieser Seen bringt BOSS (1978) eine Synopsis. Bereits Abb. 4 zeigte für *Gyraulus*, daß nicht nur im Ohridsee, sondern auch in anderen Langzeitseen wie im Baikalsee und im Biwasee in Asien Endemiten vorkommen. Dieses Bild setzt sich für alle Gastropoden in Langzeitseen fort (Abb. 7, oben). Sie besitzen alle einen hohen Prozentsatz endemischer Arten, welche

zumeist relativ komplexe Schalenskulpturen aufweisen. Das Beispiel des Baikalsees zeigt einen hohen Endemismusgrad bei vielen Taxa inklusive der Mollusken (Abb. 7, unten). In anderen Langzeitseen verhält es sich ähnlich. Die Regel einer Maximierung morphologischer und taxonomischer Diversität in Langzeitseen läßt sich auf die gesamte Fauna ausdehnen. Dadurch wird deutlich, daß der mit dem Langzeitsee von Ohrid vergleichbare Steinheimer See im Kreis der Langzeitseen eine allgemeine Diskussionsgrundlage für die Evolutionsbedingungen liefern kann.

2.2.3. Erweiterte Problematik

Durch den zeitlichen Brückenschlag vom fossilen Steinheimer zum rezenten Ohridsee und dessen Einordnung in die Kategorie der Langzeitseen wurde das Thema der Evolution von *Gyraulus „multiformis“* generalisiert. Über Ursachen der Evolution und Diversifizierung der Fauna von Langzeitseen findet man in der Literatur Modelle, die auf Steinheim übertragbar sind. Steinheim wird hier als Spezialfall unter die Gesetzmäßigkeit von Langzeitseen subsumiert und dadurch erklärt. Die Einschränkung des Untersuchungsgegenstandes vorliegender Arbeit auf Gastropoden in Langzeitseen ist nicht nur aus ökonomischen Gründen angebracht, vielmehr besteht gerade auf dieser Erklärungsebene ein Informationsdefizit.

Die „stability-time“-Hypothese von SANDERS (1968) bezieht sich auf verschiedene Ökozonen mit erhöhter physischer Stabilität wie die Tiefsee, tropisch marine Flachwasserzonen, tropischer Regenwald und auch Langzeitseen. Zur Anwendung dieses Modells auf die Radiation der Steinheimer Gastropoden und den Ohridsee muß auf die Ausführungen in GORTHNER & MEIER-BROOK (1985) verwiesen werden.

Soviel auch über taxonomische Diversität in den genannten Arbeiten ausgesagt wird, sowenig ist darin über morphologische Diversität zu finden, d. h. in diesem Fall komplexe Schalenskulptur bei Gastropoden. Vorliegende Arbeit wird sich deshalb dem Thema widmen:

Analyse von Morphologie, Funktionalität und Evolutionsbedingungen von Gastropodengehäusen, insbesondere von deren Skulptur, in Langzeitseen.

2.3. Erläuterung: Evolution der wissenschaftlichen Methode

Man weiß, daß jede Wissenschaft ihre Philosophie haben muß. Nur dann macht sie wahre Fortschritte.
(LAMARCK: Zoologische Philosophie)

Im Vorhergehenden wurden aus der Literatur und eigener Vorarbeit Informationen zusammengestellt, die zur Formulierung einer Fragestellung führten. Wissenschaftlicher Erkenntnisgewinn fußt immer auf vorhandenen Theorien und sucht bewährte Lösungsmethoden zu verwenden. Das erarbeitete Problem soll nun explizit mit einem solchen wissenschaftstheoretischen Überbau versehen und in ein methodologisches Konzept gestellt werden. Darin soll einerseits ein Beitrag zur Methodik selbst – der Konstruktionsmorphologie – geliefert werden. Andererseits ist wohl eine Problemlösung mit evolutionstheoretischem Inhalt ohne das Bewußtsein für die immanente Logik der Forschung unmöglich.

2.3.1. Das konstruktionsmorphologische Dreieck

Begriff und methodischer Ansatz der Konstruktionsmorphologie gehen auf den Tübinger Entomologen HERMANN WEBER (1899–1956) zurück (WEBER

1958; REIF 1985 b). Daraus entwickelte SEILACHER (1970) ein Arbeitskonzept, das in zahlreichen Arbeiten, zunächst bei Bivalviern, Anwendung fand. REIF (REIF 1975; REIF 1981; REIF 1983 c; REIF 1985 a) legte historische und theoretische Beziehungen der Konstruktions- und Funktionsmorphologie dar. Eine Zusammenfassung geben z. B. REIF et al. (1985).

Der kurze Inhalt des konstruktionsmorphologischen Konzepts ist das Verständnis eines Organismus als evolutives Produkt in den Grenzen eines historisch-phylogenetischen, eines bautechnischen und eines ökologisch-adaptiven Aspekts (vgl. Abb. 8). In diesem limitierenden Dreieck sollte jeder Organismus eine Position einnehmen und seine Morphologie dadurch erklärbar sein. Die Limitierung, die selbst zeitlicher Veränderung unterliegt, ergibt dabei den Möglichkeitsraum denkbarer Strukturen. Nicht alle denkbaren Strukturen sind zu jeder Zeit evolutiv realisierbar. Daraus resultieren interessante Fragen zur Funktionalität und Adaptation von Organen und Organismen (vgl. GOULD & LEWONTIN 1979).

Ergebnisse und Entwicklung der Konstruktionsmorphologie waren auch für vorliegende Arbeit grundlegend:

- a) In SEILACHERS Konzept (SEILACHER 1970) wird von Anfang an die Möglichkeit selektiv neutraler Phänomene genannt, was er anhand divarikater Rippen bei Muscheln diskutiert, die normalerweise Grabfunktion besitzen (SEILACHER 1972). Divarikate Schalenornamente der Skulptur, Pigmentierung und Mineralisation bestimmter Muscheln werden jedoch als funktionslos angesehen. Sie sind von hoher intraspezifischer Variabilität begleitet.
- b) Der bautechnische Aspekt legt für Bivalvier, Gastropoden, Ammonoiten und Brachiopoden, allen Organismen mit marginalem Schalenwachstum, dasselbe morphogenetische Programm der Musterbildung der Schale nahe.
- c) SEILACHERS Schwerpunkt lag zunächst im Studium des bisher vernachlässigten bautechnischen Aspekts organischer Konstruktionen. Spätere Arbeiten bringen eine verstärkte Hinwendung zur Ökologie, Lebensweise und Umweltbeziehung (z. B. SEILACHER 1984). Auch REIF (1983 c) trieb die Verbindung von Funktionsmorphologie mit evolutionärer Ökologie und ihrer paläontologischen Anwendung voran.
- d) REIF (1983 c), zurückgehend auf BOCK & WAHLERT (1965), löste den funktionalen Aspekt in zwei Arten der Frage an einen Organismus auf: „Wozu dient das Organ?“ und „Wie funktioniert das Organ?“ (Funktionsmorphologie I und II). Er nennt vier komplementäre Erklärungsmodi morphologischer Phänomene: ontogenetisch, evolutiv, funktional I und II (REIF 1985 a).

Begriff, Inhalt und Entwicklung der Konstruktionsmorphologie waren Voraussetzung zu vorliegender Arbeit, führten aber durch die innere Auseinandersetzung mit dem Konzept selbst zu einer Erweiterung:

Konstruktionsmorphologie will einen Organismus als Ganzes aus drei Aspekten erklären. Dies würde gelingen, wenn das Dreieck alle Evolutionsfaktoren umfassen würde. Vor allem beim ökologisch-adaptiven Aspekt wird deutlich, daß es Ursachen außerhalb des Dreiecks gibt, wie die Selektion durch die Umwelt, die diese Adaptation bewirkt. Ökologie bedeutet Naturhaushaltslehre, ist also eine die Wechselbeziehung zwischen Organismus und Umwelt betreffende Betrachtung. Umwelt ist also ein eigenständiger Faktor in einem Systemzusammenhang. Zur Umwelt gehören neben abiotischen Faktoren auch andere, synökologische Organismen.

Diese Umwelt ist somit selbst eine Variable in der Evolution, die sogar durch die Organismen verändert wird. Sie wird bisher im ökologisch-adaptiven Aspekt des Dreiecks inkorporiert, obwohl sie kein Teil des Organismus ist, sondern umgekehrt, das Umfassende. Sie könnte als „Umgebung“ des Dreiecks aufgefaßt werden. Eine besser geeignete Darstellung ergibt sich jedoch durch Aufklappen des Dreiecks an der ökologisch-adaptiven Ecke zu einem Tetraeder, an dessen Spitze der Aspekt Umwelt zu stehen kommt (Abb. 8). Auf diese Spitze richtet sich die Frage „wozu“ einer Funktion des Organismus. Von dort wirkt die Selektion. Daß sich die vier Limitierungen in der Zeit ändern und damit noch andere, fünfdimensionale Darstellungen statt eines pulsierenden Tetraeders möglich sind, ist selbstverständlich.

Es bestand eine Entwicklungstendenz, auch bei SEILACHER (1984) und REIF (1983 c), den Umweltfaktor als quasi eigenständig, allerdings noch nicht gleichwertig zu behandeln. Diese erweiterte, ökologische Konstruktionsmorphologie liegt ganz im heutigen Trend eines sich wandelnden Ökologieverständnisses von Mensch, Biosphäre und Umwelt.

Die Erweiterung auf vier Aspekte einer ökologischen Konstruktionsmorphologie bringt Möglichkeiten der Homologisierung des Konzepts mit sich, die die Ausführung dieses Schrittes belohnen. Hinführend müssen die vier Faktoren als Fragen an den Organismus formuliert werden, wie es REIF (1985a) für den funktionalen Aspekt tat. Der historisch-phylogenetische Aspekt entspricht der Frage „weshalb?“, der selektierende Umweltaspekt entspricht der Frage „wozu?“, der bautechnische Aspekt entspricht der Frage „aus was?“ und der funktional-adaptive der Frage „wie?“ (Abb. 8). Alle vier Fragen können zusammengefaßt werden zur Frage „warum?“ (Warum ist ein Organismus so und nicht anders gebaut?). Diese Fragen entsprechen den vier Ursachen des ARISTOTELES: *causa efficiens*, *causa finalis*, *causa materialis* und *causa formalis*. Sie liegen jeglichem Verstehen und Erklären der menschlichen Vernunft zugrunde (RIEDL 1985). In ihnen gibt es vielfache Symmetriebeziehungen (KRUEGER 1984). Es sind exakt vier Ursachen, nicht mehr und nicht weniger, in die die Frage „warum?“ zerlegt werden kann und muß, um ein (Lebe-) Wesen ganz zu verstehen. In dieser Spaltung liegt jedoch nicht nur der Segen analytischen Verständnisses, sondern auch der Fluch der Ideologisierung (z. B. Kausalismus versus Finalismus). Dem kann in den Biowissenschaften das Systemdenken einer ökologischen Konstruktionsmorphologie entgegenwirken.

2.3.2. Das Thema: Fragestellung – Organismus – Umwelt

Das Thema vorliegender Arbeit läßt sich exakt in das Tetraedermodell ökologischer Konstruktionsmorphologie einpassen (Abb. 9).

Bau, Funktion und Evolution (eigentlich: Phylogenie) entsprechen den drei Ecken des klassischen, konstruktionsmorphologischen Dreiecks. Sie bilden die allgemeinen Grundfragen.

- Komplexe Gastropodenschalen sind Organe von Organismen einer taxonomischen Gruppe, auf die sich die Untersuchung bezieht. Jeder Datengewinn in den Biowissenschaften braucht die Beschränkung auf ein Taxon oder ein Organ eines Taxons, um den Arbeitsaufwand im vernünftigen Rahmen zu halten.
- Langzeitseen sind die Habitate als Umwelt der gewählten Organismengruppe. Dieser geographischen Einschränkung kann eine chronologische (stra-

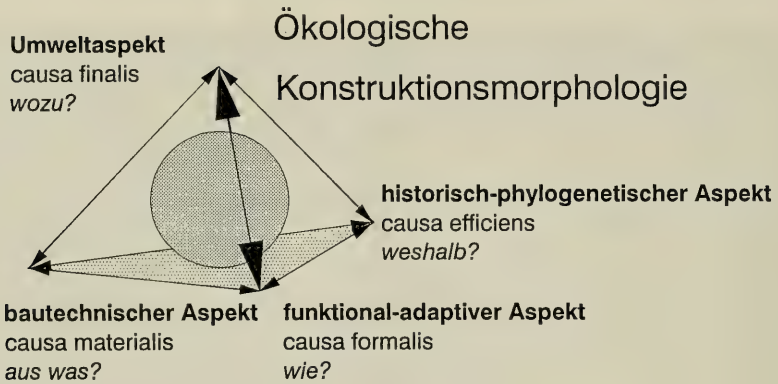


Abb. 8. Klassische Konstruktionsmorphologie betrachtet einen Organismus unter drei Aspekten – dem Basisdreieck in dieser Abbildung. Ökologische Konstruktionsmorphologie sieht die Umwelt als vierten, selbständigen Faktor in der Systemanalyse. Die Modellentwicklung erfolgt durch Aufspaltung des funktionalen Aspekts, der eine starke Umweltabhängigkeit aufweist und diese bisher mit umfaßte. Zur Darstellung dieser 4 Punkte wurde ein Tetraeder gewählt, in dessen Zentrum sich der Organismus als Sphäre befindet.

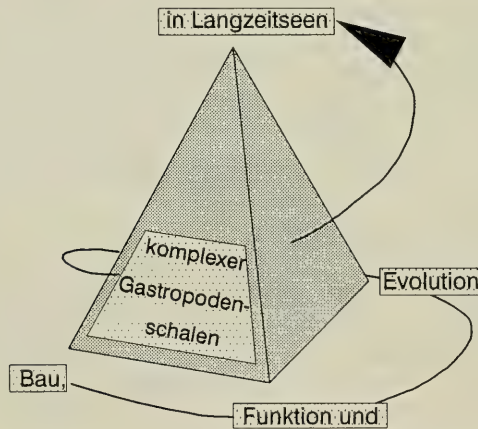


Abb. 9. Das Thema vorliegender Arbeit, angepaßt an (und eingepaßt in) das Modell einer ökologischen Konstruktionsmorphologie.

tigraphische) folgen. Hier wurden hauptsächlich rezente Organismen mit einigen ausgewählten fossilen, meist tertiären Beispielen verglichen.

Das Aufbauschema dieses Themas lautet also: „Fragestellung – Organismus – Umwelt“ bzw. „Konstruktionsmorphologische Analyse eines Taxons in Raum und Zeit“. Dies könnte zum Standardschema einer Arbeit auf dem Gebiet der Biowissenschaften erhoben werden.

Der hohe Anspruch eines systemtheoretisch ausgewogenen Arbeitskonzepts erfordert jedoch auch seinen geistigen Preis: Ein solches Gebilde aus Elementen und Beziehungen, das man System nennt, ist schwer zu erklären, weil man, um seine Teile zu begreifen, ihre Zuordnung, und damit das Ganze, schon kennen müßte. Das

Ganze ist aber mehr als die Summe seiner Teile und kann nicht aus der einfachen Aufzählung der Teile verstanden werden. Vier Aspekte sind bereits in 6 Beziehungen vernetzbar, die 6 Kanten zwischen 4 Ecken des Vierflächners. Die Form „ökologische Konstruktionsmorphologie“ des gestellten Themas bringt also eine Komplikation der Darstellung mit sich, die durch die Linearität des geschriebenen Wortes kaum zu lösen ist. Jeder Gliederungspunkt vorliegender Arbeit enthält deshalb neben einem Schwerpunktaspekt ein wiederholtes „Kreisen“ durch alle Ecken des Tetraeders.

2.3.3. Eine wissenschaftstheoretische Gliederung

Zu wissen, wie Wahrheit zu finden wäre, wird vom Studenten der Naturwissenschaften heute vorausgesetzt. Doch wo der gesunde Menschenverstand nicht weiterhilft, ist Rat zu holen bei der Wissenschaftstheorie (z. B. OESER 1974). In der Hoffnung, einen besseren Weg des Verstehens und Erklärens zu finden, wurde hier auf das systemtheoretische Funktionsmodell der Wissenschaftsentwicklung von ERHARD OESER (OESER 1976; OESER 1983) zurückgegriffen. Demnach bewegen sich Wissenschaften in einem quasi-zirkulären Prozeß mit dem Ziel der Informationsverdichtung durch Begriffs-, Hypothesen- und Theorienbildung. Dabei wird es möglich, eine immer größer werdende Zahl von Faktoren aus einer immer kleineren Anzahl von Hypothesen abzuleiten. Dieser Prozeß ist nicht linear-kumulativ, sondern durchläuft revolutionäre Phasen des Paradigmenwechsels (KUHN 1962). Auch die individuelle wissenschaftliche Arbeit beinhaltet einen Prozeß von der Erwartung (Information, Hypothesen) zur Erfahrung (Analyse und Modellbildung) und kann somit die Struktur der Theoriendynamik im Kleinen annehmen.

Für die Kapitel vorliegender Arbeit bedeutet das (Abb. 10): Auf der Grundlage aufbereiteter, vorhandener Information (Kap. 1 und 2) werden Fragen formuliert und zu einem Konzept der Prüfung von Hypothesen ausgebaut. Auf der Basis der synthetischen Evolutionstheorie werden neue Informationen in experimenteller

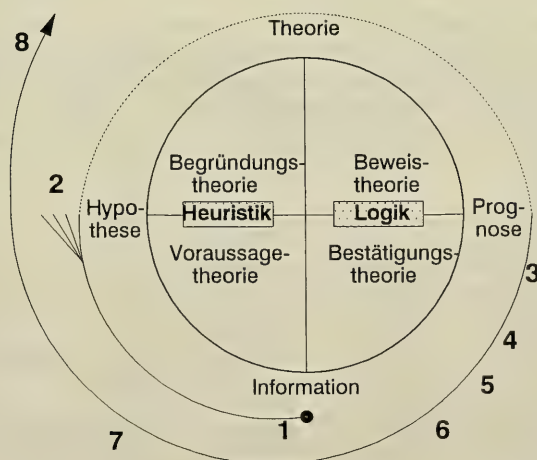


Abb. 10. Einordnung der Kapitel der vorliegenden Arbeit (1–8) in ein wissenschaftstheoretisches Entwicklungsmodell (nach OESER 1983).

Analyse gewonnen (Kap. 4 und 5) um die Möglichkeit zur Entscheidung für eine der vorhandenen Hypothesen zu schaffen (Kap. 7). Da dies nicht gelingt, muß aus einer neuen, durch Induktion gewonnenen Hypothese ein besseres Modell konstruiert werden (Kap. 8).

3. Material und Methoden

3.1. Spezies

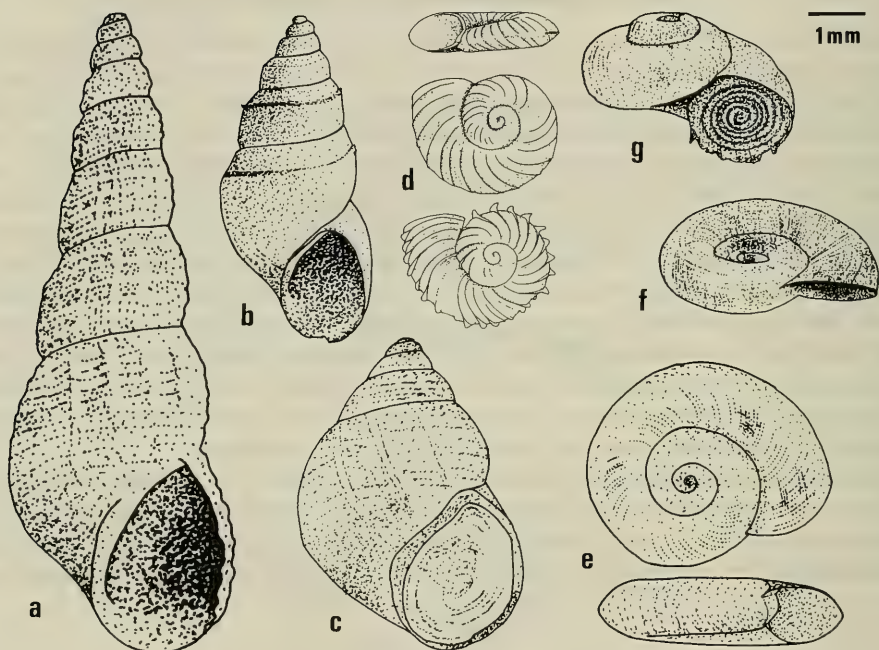


Abb. 11. Habitus der in Laborexperimenten verwendeten und häufig genannten Spezies (vgl. Tab. 1): Melaniidae: a) *Melania tuberculata*; Hydrobiidae: b) *Potamopyrgus jenkinsi* (gekielte Form); Bithyniidae: c) *Bithynia tentaculata*; Planorbidae: d) *Gyraulus (Armiger) crista*, e) *Gyraulus chinensis*, f) *Gyraulus albus*; Valvatidae: g) *Valvata piscinalis*; (d,e: aus MEIER-BROOK 1984, verändert; alle anderen: original).

Tab. 1. Herkunft der in den Züchtungsexperimenten 1 bis 10 verwendeten Populationen von Süßwassergastropoden.

Spezies	Familie	Herkunft		Versuche	Abb.
		Ort	Datum		
<i>Melanoides tuberculata</i>	Melaniidae	Aquarium	17.03.86	1,2,8	a
<i>Potamopyrgus jenkinsi</i>	Hydrobiidae	Bodensee	03.12.85	4,5,6,7	b
<i>Gyraulus chinensis</i>	Planorbidae	Holland	ca. 1976	9	e
<i>Gyraulus albus</i>	Planorbidae	Bad Urach	11.05.86	10	f
<i>Valvata piscinalis</i>	Valvatidae	Alpsee 4	01.11.86	3	g

3.2. Fundpunkte



Abb. 12. Geographische Lage der in der Untersuchung erwähnten Fundorte von Gastropoden in eigener Aufsammlung (vgl. Tab. 2).

Tab. 2. Exkursionen zur Sammlung von Gastropoden-Populationen, Schalenmaterial und ökologischen Daten mit Spezifizierung der Fundorte.

Nr.	Exkursion	Datum	Fundort	Ort in der Umgebung	Geographische	
					Breite [°.]	Länge [°.]
1	Steinheim 1	27.11.81	Steinheim	Heidenheim	48.41 N	10.09 E
2a	Ohrid 1	06.08.82	Ohridsee	Ohrid	41.07 N	20.48 E
2b	"	"	Prespasee	Bitola	40.55 N	21.00 E
4	Weißensee	21.09.83	Weißensee	Ehrwald	47.24 N	10.55 E
5	Ungarn	08.08.84	Hortobagy	Debrecen	47.32 N	21.38 E
3	Ohrid 2	31.07.83	Therme	Villach	46.36 N	13.50 E
6a	Alpenseen	04.06.85	Isèresee	Lovere	45.49 N	10.04 E
6b	"	"	Gardasee	Salo	45.36 N	10.31 E
6c	"	"	Alpsee	Füssen	47.34 N	10.42 E
7	Wendelsheim 1	05.11.85	Steinbruch	Rottenburg	48.28 N	8.56 E
8	Hirschau	15.11.85	Hirschau	Tübingen	48.32 N	9.03 E
9	Bodensee 1	03.12.85	Bodensee	Konstanz	47.40 N	9.11 E
10	"Wilhelma"	17.03.86	Aquarium/Zoo	Stuttgart	48.46 N	9.11 E
11	Kärnten	15.04.86	Wörthersee	Klagenfurt	46.38 N	14.18 E
12	Bad Urach	11.05.86	Gartenteich	Bad Urach	48.29 N	9.25 E
13	Salzkammergut	07.08.86	Irrsee	Salzburg	47.48 N	13.02 E
14	Wendelsheim 7	30.09.86	Märchensee	Rottenburg	48.28 N	8.56 E
15	Alpsee 4	01.11.86	Alpsee	Füssen	47.34 N	10.42 E
16a	Ohrid 3/Türkei	19.08.87	Sapancasee	Adapazari	40.46 N	30.24 E
16b	"	"	Abantsee	Bolu	40.44 N	31.37 E

3.3. Parameter

Tab. 3. Übersicht zur Ausführung der Züchtungsexperimente mit Angabe der jeweiligen Variablen und Auswertungsparameter. In den Versuchen 4 bis 11 wurden Populationen der jeweiligen Spezies unter Zugabe verschiedener Salze zu einem „Standard“-Wasser kultiviert (Versuchsreihen I bis IV).

Züchtungsexperimente

Versuch Nr.	Spezies	Variable	Auswertung	Ionenkomb.	Sediment	Individ. pro Beh.	Futter	Dauer Tage
1	<i>Melanoides tub.</i>	A	a,(b)	Standard	4 Arten	12	Trocken	181
2	<i>Melanoides tub.</i>	A	a,b,c	Standard	2 Arten	40	Trocken	235
3	<i>Valvata pisc.</i>		c	Standard	ja	4–6	Trocken	666
4	<i>Potamop. jenk.</i>	B,C,D	a,(b),d	I	nein	3	Laub	139
9	<i>Gyraulus chin.</i>	B,C,D	a,b,c,d	I	nein	3	Salat	188
11	<i>Bithynia tent.</i>	B,C,D	(d)	I	nein	2–4	Laub/Tr.	113
10	<i>Gyraulus alb.</i>	B,C,D	a,(b),d	I	ja	10	Laub	338
8	<i>Melanoides tub.</i>	B,C	b,c	II	ja	10	Trocken	235
5	<i>Potamop. jenk.</i>	B,C	a,(b),d	II	ja	5	Laub/Tr.	234
6	<i>Potamop. jenk.</i>	D	a,(b),d	III	ja	5	Trocken	331
7	<i>Potamop. jenk.</i>	E	d	IV	ja	15,30,90	Trocken	56

Legende

Variable	
A	Sediment
B	Temperatur
C	Ionenart
D	Ionenkonzentration
E	Populationsdichte
F	Population

Auswertung	
a	Anzahl
b	Größe
c	Schalendicke
d	Skulptur

Ionenkombination [mmol/l] bzw. [%]	Versuchsreihe			
	I	II	III	IV
Meersalz	nein	0,3 %	nein	nein
NaCl	32	4	0,8...128	32
MgCl ₂	nein	4	nein	nein
CaCl ₂	nein	4	nein	nein
MgSO ₄	4	4	nein	nein
MgSO ₄	8	nein	nein	nein
MgSO ₄	16	nein	nein	nein
CaSO ₄	4	4	nein	nein
Na ₂ SO ₄	nein	4	nein	nein
NaHCO ₃	4	4	nein	nein
Temperatur	20/27°C	20/27°C	nein	nein

3.3.1. Entwicklung der Zuchtmethoden

3.3.1.1. Einleitung

Wasserschnecken sind zwar im allgemeinen in einem großen, naturnah eingerichteten und bereits veralgten Aquarium leicht zu kultivieren. Die hier notwendigen Versuchsanforderungen wirken jedoch einschränkend. Die interspezifische und monofaktorielle Analyse hydrologischer Parameter scheitert daran, daß keine einheitlichen Umweltbedingungen bezüglich anderer Faktoren, wie Sediment, Bepflanzung, Biozönose und vor allem in der Ernährung geschaffen werden können. Gleiche Bedingungen würden den Ansprüchen der verschiedenen Arten in verschiedenem Maß gerecht und damit das Untersuchungsergebnis stärker beeinflussen als die Variable. Unter einfachen und gut kontrollierbaren Umständen, wie einheitliche Behälter, Belüftung und Beleuchtung, Standardwasser und Trockenfutter sind die

meisten Arten gar nicht am Leben zu erhalten. Zumindest der Bodengrund muß aus einer Schicht belebten Schlammes bestehen.

3.3.1.2. Sediment

Versuch 1

Es wurden Versuche zur Wahl des geeigneten Bodengrundes mit *Melanoides tuberculata* durchgeführt. In Wannen von 12 l Inhalt wurde eine 2,5 cm dicke Schicht aus natürlichem Seesediment (Bodenseeufur), Kalksand oder Kalksilt ausgebracht, sowie ein Gefäß ohne Sediment. Der natürliche Schlamm wurde mit wenig Wasser durch ein 1 mm Sieb gedrückt bzw. geschlämmt, um homogene Substanz zu gewinnen und eventuell molluscivore Organismen wie Insektenlarven oder Egel (Hirudinea) zu entfernen. Durch Erhitzen abgetöteter Schlamm brachte keinen guten Zuchterfolg mit Schnecken. In jeden der 4 Behälter wurden 12 etwa gleich große, adulte Individuen von *Melanoides tuberculata* gesetzt. Gefüttert wurde mit Zierfisch-Trockenfutter und getrocknetem Ulmenlaub. Nach 181 Tagen wurde geschlämmt und ausgezählt (Tab. 4).

Nach Zahl und Größe der Nachkommen war der natürliche, lebende Schlamm das geeignetste Substrat. Die anderen, zunächst sterilen Substrate blieben weniger erfolgreich. Im sedimentfreien Becken waren die Stamtiere und $\frac{3}{4}$ der Jungtiere sogar gestorben.

Tab. 4. Entwicklung einer Population von je 12 Individuen von *Melanoides tuberculata* auf vier verschiedenen Arten von Sediment nach ca. 6 Monaten.

Individuenzahl <i>M. tuberculata</i>	Sedimentart							
	Naturschlamm		Kalksilt		Kalksand		ohne Sediment	
	lebend	tot	lebend	tot	lebend	tot	lebend	tot
Schalenhöhe								
> 20 mm	12	0	12	0	11	1	1	10
10 – 20 mm	35	0	5	6	8	2	0	1
< 10 mm	230	6	156	6	66	10	36	93

Versuch 2

Um die Unterschiede zwischen Sand und Silt weiter zu differenzieren wurden aus dem Nachwuchs des Beckens mit natürlichem Schlamm die 80 größten Tiere ausgelesen und je die Hälfte in ein neues Becken mit Sand und in eines mit Silt gebracht. Nach 235 Tagen wurde wieder geschlämmt und ausgezählt. Die 40 Tiere des Kalksiltbeckens waren geschlechtsreif geworden und eine weitere Generation von 98 Jungtieren war vorhanden. Im anderen Becken mit Kalksand waren nur die 40 Stamtiere herangewachsen. Nun wurden die Gehäuse der beiden Populationen nach dem Entfernen der Weichteile individuell gewogen und gemessen und die beiden Größen als relatives Schalengewicht in Abb. 13 korreliert. Das Ergebnis zeigt die Größenunterschiede der Populationen deutlich.

Aus den Vorversuchen zur Züchtung von *Melanoides tuberculata* wurde die Konsequenz gezogen, mit einer Sedimentschicht gleicher Konsistenz zu arbeiten und für alle Arten den für *Melanoides tuberculata* optimalen, kalkreichen, belebten Naturschlamm zu verwenden. Für alle sogenannten Detritusfresser ist das Bodensediment für die Kultivierung von entscheidender Bedeutung. Für Arten, die sich anders ernähren ist es zumindest nicht schädlich.

Relative Schalendicke i.A.v. Sediment *Melanoides tuberculata*

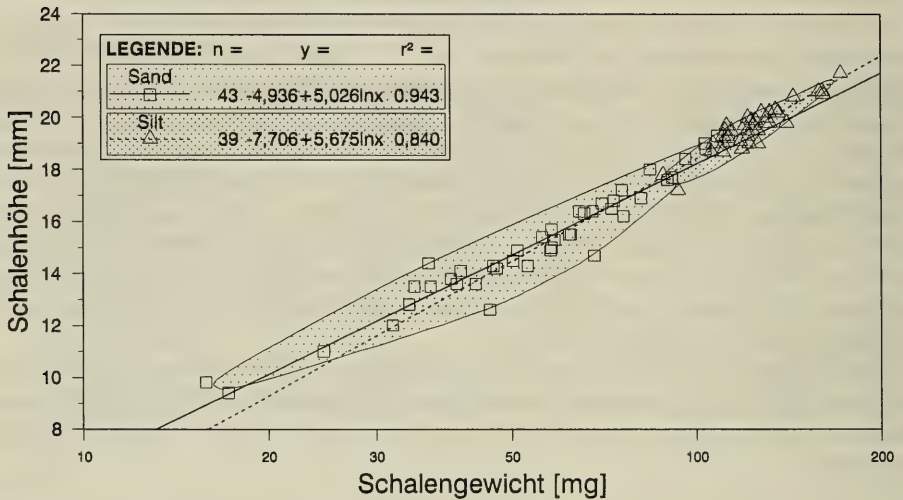


Abb. 13. Eine Züchtung von *Melanoides tuberculata* in Aquarien mit vor allem in der Korngröße verschiedenem Sediment erbrachte keine Unterschiede bezüglich der Schalendicke. Jedoch zeigten sich Unterschiede der absoluten Größe mit deutlich rascherem Wachstum der Population in feinerem Sediment (Silt).

3.3.1.3. Futter

Die von Mollusken effektiv verwertete Nahrung kann gegenüber dem Anteil und der Zusammensetzung der ingestierten Substanz stark differieren. *Gyraulus chinensis* ist einfach mit frischen Blättern des Kopfsalates (*Lactuca sativa*) zu ernähren. Bei *Gyraulus albus* waren getrocknete Blätter der Ulme (*Ulmus carpinifolia*) erfolgreich. Sie entwickeln eine reiche Mikroflora (KAUSHIK & HYNES 1971). Die Gyraulen des Ohridsees wurden einer eingehenden ökologischen und auch anatomischen Untersuchung unterzogen (GORTHNER 1984 b). Sie erwiesen sich als „Detritusfresser“. Algenzellen blieben jedoch nach Passieren des Verdauungstraktes intakt. Wahrscheinlich sind hier wie anderswo Bakterien eine verwertbare Nahrungsquelle (RODINA 1948; RODINA 1963). Auch *Gyraulus chinensis* frisst eher den faulenden Rand als die frischen Zellen des Kopfsalates. Eingebrahtes pflanzliches „Futter“ mag daher nur als Substrat für die eigentlich von den Schnecken zu verdauenden Destruenten unter den Mikroorganismen dienen. Eine kontrollierte Fütterung mit Bakterien ist bei Aquarientieren nicht möglich. Eine Befriedigung solcher Nahrungsansprüche gelingt, wenn Aquarienbehälter ein geeignetes Milieu und Substrat für selbständiges Wachstum von benötigten Algen und Bakterien liefern. Dies kann jedoch nicht in jeder Versuchsreihe identisch reproduziert werden und die Vorlaufphase bis zur Annäherung an ein biologisches Gleichgewicht des Mini-Ökosystems

– wenn überhaupt erreichbar – kann aus Zeitgründen nicht eingehalten werden. Diese Sekundär-Ernährung kann indirekt über die Zugabe u. a. von Zellulose, Protein und Mineralstoffen in Form von Ulmenlaub oder Aquarienfisch-Trockenfutter erzielt werden. Die Dosis ist das entscheidende Problem, da Fäulnis vermieden werden muß. In den belüfteten und beleuchteten Gefäßen mit Sediment und Mikrofauna ist eine gewisse Pufferung und die rasche Umsetzung der Futterzugabe gewährleistet. Wenn möglich wurde die Trockenfütterung bevorzugt. Die Futtergabe erfolgte einmal pro Woche.

3.3.1.4. Gefäße, Belüftung, Beleuchtung, Temperatur

Zunächst wurden *Drosophila*-Becher mit einem Volumen von 100 cm³, welche billig und robust sind, mit Wasser gefüllt. Darin kann man einige Individuen der kleineren Arten halten und zur Fortpflanzung bringen. Die Tragfähigkeit und vor allem ökologische Stabilität des Lebensraumes ist eng begrenzt. Die Bewertung der Fortpflanzungs- und Wachstumsdynamik wurde deshalb in 1-Liter-Einweckgläsern durchgeführt. Die Stammpopulationen wurden in Aquarien mit 5–30 l Inhalt gehalten.

Die Gefäße wurden zum Schutz vor Verdunstung und Spritzwasser mit Plexiglasdeckeln versehen, die eine Bohrung für die Zuführung einer Glaspipette hatten und eine zweite zur Futterzugabe. Über einen Hahn wurde jeweils die aus einem Schlauchsystem von einer Membranpumpe herangeführte Luft mit 5–10 Blasen pro Sekunde durch die Pipetten geblasen. Es wurde permanent belüftet.

Die Versuchsanlage wurde im zwölfstündigen Licht-Dunkel-Wechsel mit Röhren beleuchtet (Normal- und Rot-Ton/Grolux).

Die Versuche wurden in einem Kellerraum ausgeführt, in dem eine Temperaturkonstanz von 20 °C ± 0,5 °C kurzzeitig auch ± 1 °C gehalten werden konnte. Die Versuche mit erhöhter Temperatur von 27 °C wurden in mit Thermostat beheiztem Wasserbad der Gefäße durchgeführt.

3.3.1.5. Wasser und Ionen

In Vorversuchen mit synthetisch hergestelltem „Standard-Süßwasser“ wurde eine negative Beeinträchtigung des Populationswachstums von *Gyraulus* gegenüber Kontrollgruppen in Behältern mit Leitungswasser festgestellt. Für die Hälterung der Tiere sowie für alle Versuche wurde daher das zur Verfügung stehende Leitungswasser bei einer Temperatur von 20°C als „Standard“ verwendet. Es entstammt dem Bodensee und hat den Vorteil einer genau bekannten hydrochemischen Zusammensetzung mit Standardabweichung der monatlichen Messungen vom Jahresmittelwert (1984):

Abdampfdruckstand 192 ± 12 mg/l; Kalzium $50,9 \pm 0,8$ mg/l; Magnesium $7,4 \pm 0,3$ mg/l; Natrium $4,3 \pm 0,06$ mg/l; Chlorid $5,3 \pm 0,1$ mg/l; Sulfat $32,4 \pm 2,2$ mg/l.

In den Versuchen 4 bis 11 wurden bestimmte Salze dem Standardwasser zugegeben (Tab. 3). Die Gesamt-Ionenkonzentration ist also um den jeweiligen Ionengehalt des Standardwassers höher als in den Versuchsbeschreibungen angegeben. Nur der Anteil von Kalzium, das hier aber von geringerem Interesse ist, erhöht sich dabei wesentlich, d. h. um ca. 30 % bei Zugaben von 4 mmol/l CaSO₄. Bei den anderen Ionen beträgt die Abweichung bei einer Konzentrationserhöhung um 4 mmol/l in Versuchsreihe II nur 4–8 %, für Natrium und Chlorid mit 32 mmol/l in Reihe IV

sogar weniger als 1 %. Mit Hilfe von Meersalz wurde Brackwasser mit 0,3 % Salzgehalt hergestellt, um die Wirkung einer natürlich und häufig auftretenden Ionenkombination auf die Versuchstiere zu testen.

In den Versuchen zur Auswirkung des Ionengehalts des Wassers auf die Skulpturbildung der Gastropodenschalen wurde die Angabe als Konzentration [mmol/l] gegenüber dem absoluten Gewicht [mg/l] der Ionenzugabe bevorzugt, weil erstere physiologisch aussagekräftiger ist und beabsichtigt wurde, gleiche Konzentrationen verschiedener Ionen zu vergleichen.

3.3.2. Gehäusegröße und Schalendicke

Die Größe von Schneckengehäusen wird i. a. als Angabe der Höhe (H) und der Breite (B) ausgedrückt. Intraspezifisch besser vergleichbar ist hingegen eine auf das Gehäusevolumen bezogene Größe. Diese ist jedoch nur sehr aufwendig zu ermitteln (RAUP 1966; RAUP & GRAUS 1972). Ein univariater, volumenbezogener Größenindex wird von POLLARD (1975) bestimmt durch $(H \times B)^{1/2}$, ein Verfahren, das auch in vorliegender Arbeit in Kap. 5.1.2 und 5.3.1 angewendet wurde. Ähnliche Probleme ergeben sich für eine Quantifizierung der Schalendicke (Gehäuse-Wandstärke). Sie ist erstens nicht direkt meßbar und muß zweitens auf die Größe des Gehäuses bezogen werden. Eine relative Schalendicke könnte ideal aus dem Quotienten von Schalenvolumen und Gehäuse-Innenvolumen errechnet werden (GRAUS 1974). Das Schalenvolumen kann durch das leicht ermittelbare Gewicht des leeren Gehäuses unter Annahme konstanter spezifischer Dichte errechnet werden. Für fossile, sedimentgefüllte Gehäuse ist jedoch keine Gewichtsbestimmung derart möglich. In vorliegender Arbeit wurde daher zur Ermittlung der relativen Schalendicke fossiler Spezies aus medianen Gehäusequerschliffen nach Einbettung in Kunstharz unter Verwendung eines Bildverarbeitungssystems (IBAS) die Querschnittsfläche sowie die Innenfläche bestimmt. Die Schalenfläche ist die Differenz der Querschnittsfläche und der Innenfläche. Die relative Schalendicke wurde als Quotient aus Schalenfläche und Innenfläche berechnet (Kap. 4.2.5). Die relative Schalendicke von Rezentmaterial war in den Untersuchungen nur im intraspezifischen Vergleich von Interesse. Bei vorausgesetzter ähnlicher Schalenform innerhalb der Spezies konnte deshalb die Gehäusegröße als einfaches Längenmaß (Gehäusebreite) dargestellt werden. Das Schalengewicht wurde an getrockneten, leeren Gehäusen bestimmt (Kap. 4.2).

3.3.3. Nomenklatur

Die Bedeutungen einiger conchologischer Begriffe bedürfen einer vorausgehenden Erklärung, obwohl die konsequente Systematisierung der Nomenklatur hier nicht durchgeführt wurde.

„Schale“, entsprechend dem englischen „shell“, wird als Oberbegriff für Schalen von Muscheln und Gehäusen von Schnecken verwendet, wie es mit dem Begriff „Mollusken-Schale“ schon geläufig ist.

„Skulptur“ im weiteren Sinne umfaßt alle Ornamentierungen bzw. Musterbildungen der Schale. Diese reichen von der Pigmentierung, Periostracal- und (Kalk-) Schalenskulptur bis zur Querschnittsform der Gewinde bzw. Apertur. Die externe Oberfläche der Kalkschale ist Träger der Skulptur im engeren Sinne und besonders wichtig als fossilisierbarer Informationsträger. Zwischen Pigmentierung und Quer-

schnittsform liegt der Übergang von zwei- zu dreidimensionaler Musterbildung. Es existiert eine Hierarchie der Formen (und Begriffe), auch in phylogenetischer Hinsicht bei Entwicklungstrends der Gastropodengehäuse. Gehäuseform-Parameter als höchste Beschreibungsebene werden in vorliegender Arbeit nur beiläufig untersucht, z. B. bei skulptur-entwicklungsbedingter Loslösung der Gewinde (Skalarität) und Erhöhung der Windungsspirale. Ebenso spielt hier der materielle Aspekt der Schale (Struktur, Textur, Substanz) eine im wahrsten Sinne des Wortes untergeordnete Rolle.

Die häufigsten Skulpturerscheinungen können entsprechend ihrer Orientierung auf dem Gehäuse und in Bezug zum Bildungsvorgang in kommarginale und longitudinale Elemente eingeteilt werden. Kommarginal heißt, parallel zur Mündung und damit in zeitlicher (Wachstums-) Rhythmik angeordnet. Longitudinal bedeutet längs der Windungen (spiralförmig) und damit senkrecht zu kommarginalen Elementen orientiert. Die Mündung oder Apertur des Gehäuses ist der Ort der Schalenbildung, d. h. es liegt marginales Wachstum vor.

Die Elemente der unterschiedlichen Skulpturtypen werden umgangssprachlich mit einer Fülle von Namen charakterisiert, deren Vereinheitlichung nicht möglich ist, weil es auf die absolute Größe (Haar oder Dorn), auf die Orientierung (Leiste oder Rippe) oder auf die Formverhältnisse (Leiste oder Kiel) ankommt. Alle Übergänge sind möglich. Eine definitive Abgrenzung erscheint daher wenig sinnvoll.

4. Bau von Gastropodenschalen

4.1. Bildung der Schale durch den Weichkörper

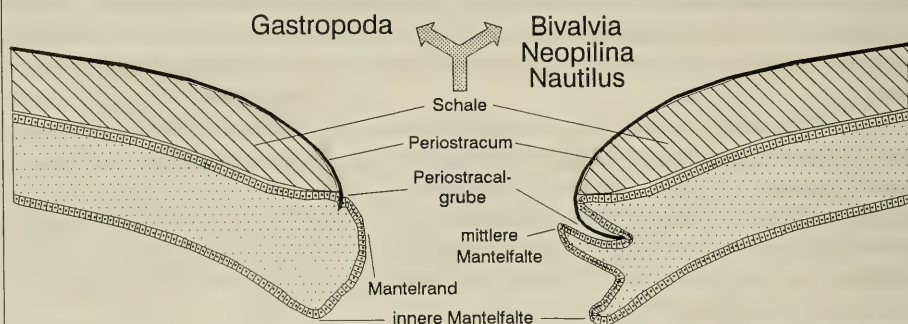
Von den Fragen nach den Ursachen von Musterbildung auf Gastropodengehäusen soll die „causa materialis“ am Anfang stehen. Diese Betrachtung nimmt sich folglich des „bautechnischen Aspekts“ der Konstruktionsmorphologie an.

Bei der Bildung der Schale durch den Weichkörper nehmen bestimmte Stoffe bestimmte Formen an. Der Ort dieser Bauprozesse ist bei conchiferen Mollusken der Mantel (Pallium). Am Mantelrand wird die äußerste Schalenschicht, das Periostracum, abgeschieden (Abb. 14). Es besteht aus organischem Material, dem Conchin aus chinongegerbten Proteiden. Die eigentliche Schale wird nachfolgend zwischen Mantelepithel und Periostracum, das als Kristallisationsmatrix dient, im sogenannten Extrapallialraum gebildet. Sie besteht bei rezenten Mollusken aus ungefähr 90 % anorganischer Substanz, überwiegend CaCO_3 , das meist als Calcit oder Aragonit, bei Süßwasserschnecken vor allem letzteres, kristallisiert. Direkt unter dem Periostracum können Pigmenteinlagerungen in der Musterkalkschicht erfolgen. Die Bildung von Periostracum und Musterkalkschicht erfolgt marginal, die Abscheidung der übrigen Schalensubstanzen hingegen flächenhaft. Die formbildenden Prozesse der Skulptur- und Pigmentbildung gehen also aus einer eindimensionalen, im allgemeinen in sich geschlossenen Linie hervor und bilden chronologisch in Folge des Wachstums des Tieres ein zweidimensionales Muster im Raum.

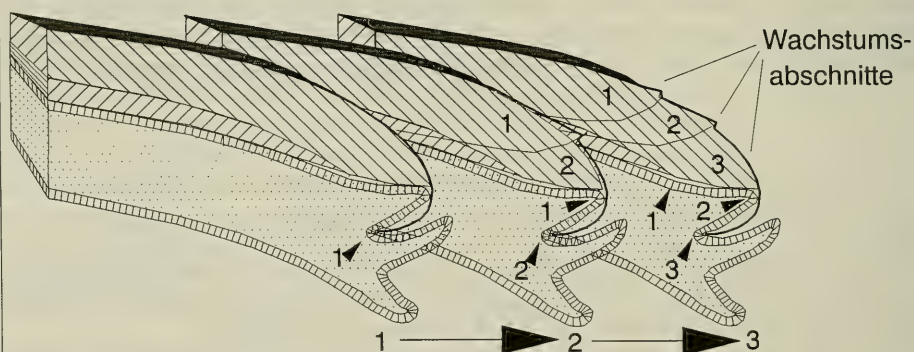
Der Mantelrand hat demnach eine zentrale Bedeutung für die Musterbildung und ist Bindeglied zwischen lebendem Tier (Malacozoon) und toter Schale (Concha). An der Übergangszone zwischen so unterschiedlich gebauten Körperkompartimenten eines Individuums, wie den Weichteilen gegenüber dem Exoskelett, teilen sich die Arbeitsmethoden und Interessen der Erforscher in Malakozoologen und Conchylio-

Schalenbildung bei Mollusken

Phylogenie - Homologisierung des Mantelrandes bei



Ontogenie - Sukzession von Gewebe und Schale



Morphologie - Feinbau der Manteldrüse

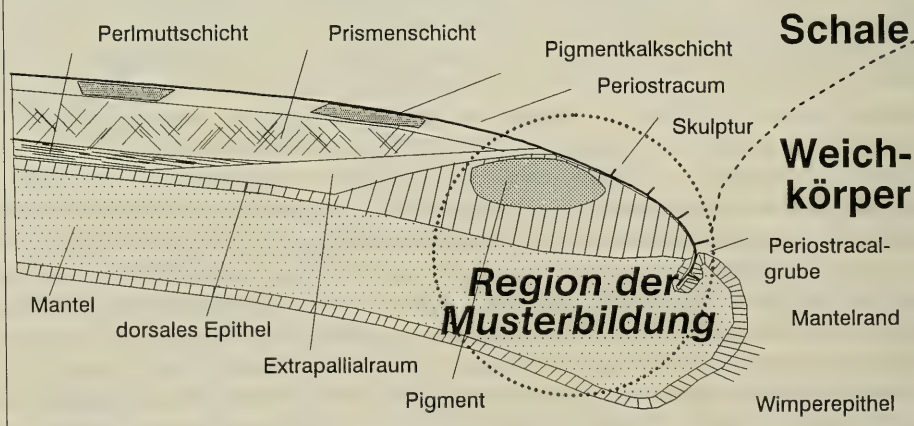


Abb. 14. Biologische Grundlagen zur Schalenbildung bei Mollusken. Oben: nach STASEK (1973); unten: nach BECKER (1949) u. a.

logen, scheiden sich letztlich auch die Geister von Biologen und Paläontologen. Damit wird die Darstellung des Übergangs zur interdisziplinären Aufgabe.

Evolution und vergleichende Morphologie des Mantelrandes der Mollusken wurden von STASEK & WILLIAMS (1973) dargestellt. Teile des Mantelrandes lassen sich homologisieren (Abb. 14). Eine ausgeprägte Unterteilung des Mantelrandes in eine innere, mittlere und äußere Falte, wie bei *Nautilus*, *Neopilina* und Muscheln, existiert bei Gastropoden im allgemeinen nicht. Jedoch erfolgt die Bildung des Periostracums in einer mehr oder weniger tiefen Grube, die die Lage zwischen äußerer und mittlerer Mantelrandfalte anzeigt (Abb. 14). Das Gewebe ist hier dicht mit muskulären, sensorischen und exkretorischen Zellen ausgestattet (vgl. SALEUDDIN 1979). Eine Feinpositionierung erfolgt durch Aktivität von Myofibrillen.

Durch Falten- oder periodische Taschenbildung der Periostracalgrube und des umgebenden Gewebes können Formen des Periostracums wie Leisten und Haare entstehen. KAISER (1966) stellte in mikroskopischen Untersuchungen die histologischen und morphologischen Verhältnisse und Veränderung bei der Haarbildung einer terrestrischen Gastropodenart (*Trichia hispida*) im Zusammenhang von Gewebe und Schale dar.

Im Fall von Pigmentmusterbildung untersuchte BECKER (1949) die Mantelrand-Schalen-Relation bei *Theodoxus fluviatilis* und *Dreissena polymorpha*. Er gibt Beispiele für Modifikationen wie Einfluß der Salinität auf Musterbildung bei *Theodoxus*. Bei der Muschel *Dreissena polymorpha* sind asymmetrische Periodenverschiebungen zwischen rechter und linker Klappe möglich. In Position der Siphos ist die Periodenlänge oft deutlich größer, was im typisch gezackten Streifenmuster an dieser Mantelrandposition von *Dreissena polymorpha* leicht erkennbar wird.

Auf der Suche nach Gesetzmäßigkeiten der Musterbildung muß nun an dieser Stelle zwischen Pigmentmustern und Skulpturen unterschieden werden.

Pigmentmuster wurden von WADDINGTON & COWE (1969), MEINHARDT (1984), MEINHARDT & KLINGLER (1985, 1987), VINCENT (1986) und ERMENTROUT et al. (1986) am Computer simuliert. In der Annahme, daß der Programmierung des Rechners ein auch in der Natur bei der Schalenornamentbildung verwirklichtes physiologisches Prinzip zugrunde liegt, wurden zwei verschiedene Modelle vorgeschlagen. MEINHARDT (1984) geht von einer Aktivator-Inhibitor-Kinetik mit refraktären Phasen aus. Die hierzu notwendige Stoffdiffusion muß über nächst benachbarte Zellen erfolgen. ERMENTROUT et al. (1986) hingegen nehmen neurale Aktivitäten an, die auch eine rasche Wirkung über längere Distanz zulassen würden. Diese Modelle können mit wenigen Parametern in einfachen Differentialgleichungen eine Vielzahl sehr komplexer Pigmentmuster erzeugen. Die einfache Form und das große Erklärungspotential der Modelle sprechen für sich. Die Stabilität der Musterbildung durch Selbstorganisation mit Regenerationsmöglichkeiten bei Beschädigung ist unter bautechnischem Aspekt sehr effizient und daher in der Evolution von Mollusken ein wahrscheinlich eingeschlagener, vorteilhafter Weg, um nach dem Ökonomieprinzip mit geringem Aufwand bei größter Flexibilität maximale Wirkung zu erzielen.

Skulpturmuster sind mit den Formeln zur Pigmentmustersimulation nicht in jedem Fall generierbar. Die elementaren Formen der kommarginalen, longitudinalen und divarikaten Muster sind beiden Ornamentierungstypen gemeinsam. Pigmentmuster zeigen jedoch eine Komplexität an Varianten, wie sie von Skulpturen nicht verwirklicht sind. Andererseits gibt es bei Skulpturmustern eine hierarchische Ordnung (Abb. 15), wie sie bei Pigmenten nicht beschrieben worden ist.

Über den bautechnischen Vorgang bei der Skulpturbildung ist bis heute wenig bekannt. Bei Vivipariden waren Mantelrandtentakel schon von LEYDIG (1876) beschrieben worden. Daß diese Weichteilformen bei *Viviparus* mit Haarreihen des Periostracums der Schale in Zahl und Position korrespondieren, stellten ANNANDALE & SEWELL (1921) dar. Er bemerkte allerdings auch, daß von späteren Autoren die Tentakel nicht wiedergegeben wurden und daß dies wohl an der Schwierigkeit der Präservierung und Präparation liegt: Der Malakozoologe wirft das Tier als Ganzes in das Konservierungsmittel, was zur Schrumpfung, Deformation und Dislokation des Mantelrandgewebes führt und entfernt dann die Schale vor der anatomischen Untersuchung. Der Conchyliologe bewahrt ohnehin nur die Schale auf. Die besten Möglichkeiten bieten in vivo Beobachtungen. So wurden von COOK (1949) sowohl die Tentakel als auch die Periostracalhaare eines juvenilen Tieres dargestellt, jedoch hatte sich der Mantelrand lateral verschoben (Abb. 56 a). Der kausale Zusammenhang ist aber unzweifelhaft. Als weiteres Indiz dafür wurde von COOK (1949) und ANNANDALE & SEWELL (1921) festgestellt, daß Tentakel und Haare nur bei juvenilen Tieren vorhanden sind und beide parallel und allmählich im Laufe des Wachstums verschwinden. ANNANDALE & SEWELL (1921) untersuchten mehrere ostasiatische Vivipariden mit komplexerer Skulptur der Embryonalschale. Dabei treten mehrere Größenklassen von Periostracalhaaren auf. Diese Hierarchie existiert bereits in den Tentakeln des Mantelrandes, so bei *Viviparus bengalensis* (ANNANDALE & SEWELL 1921: 248) (siehe Abb. 15).

In den Größenverhältnissen wird intuitiv eine Symmetrie und harmonische Gliederung wahrnehmbar. In Abbildungen entsprechender Detailtreue und Wahrnehmung des Zeichners bei anderen Spezies, wie z. B. bei *Patella vulgata* in FRETTER & GRAHAM (1962) (siehe Abb. 15) ist dasselbe Muster vorhanden. Die längsten Tentakel korrespondieren mit longitudinalen Rippen der Schale. Auch *Murex pecten* (siehe Kap. 4.4.1.5) trägt in vielfacher Weise diese Symmetrie in Rippen und Dornen (Taf. 10). Drei Beispiele aus so entfernt verwandten Familien wie Viviparidae, Patelidae und Muricidae beweisen die Universalität der Bildungsgesetze kommarginaler Ornamente bei Gastropoden.

Die Regel läßt sich etwa so in Worte fassen: Die Bildung von Tentakeln und Schalenornamenten ist von der Position und gegenseitigen Distanz aktiver Zentren im Mantelrand abhängig. Aktive Positionen hemmen ihre Umgebung. Im Lauf des Wachstums der Schale werden die Distanzen der aktiven Positionen vergrößert. Mit gewisser absoluter Entfernung entstehen interkalar neue, schwächere Aktivitätszentren. Eine dritte Ordnung tritt auf, sobald die Hemmung zwischen Formbildungen der zweiten Ordnung und deren beiden Nachbarn der ersten Ordnung ebenfalls das Minimum unterschritten hat. So entsteht eine weitere Zwischenschaltung gleichzeitig in allen Zwischenräumen, die spiegelsymmetrisch äquivalent sind. Ab der 4. Ordnung werden Fallunterscheidungen unterschiedlicher Lateralverhältnisse nötig.

Diese Formbildung hat die isochrone Wirkung positionaler Aktivitätszentren zur Bedingung. Deshalb kommt sie zwischen peristomatischen, longitudinalen Skulpturen zum tragen, während diachrone, kommarginale Periodik in Rippen und Varices eine nicht-hierarchische, einfache Struktur besitzt. Dies kann beginnen bei sogenannten Wachstumsrippen, die eine Tagesperiodik anzeigen (CLARK 1968) oder von Umwelteinflüssen im Tageslauf geprägt sein können, wie dem Schalenverschluß bei Bivalviern mit folgender anaerober Atmung und pH-Stabilisierung durch Lösung von Schalenkalk (GORDON & CARRIKER 1978). Größere Varices mariner Gastro-

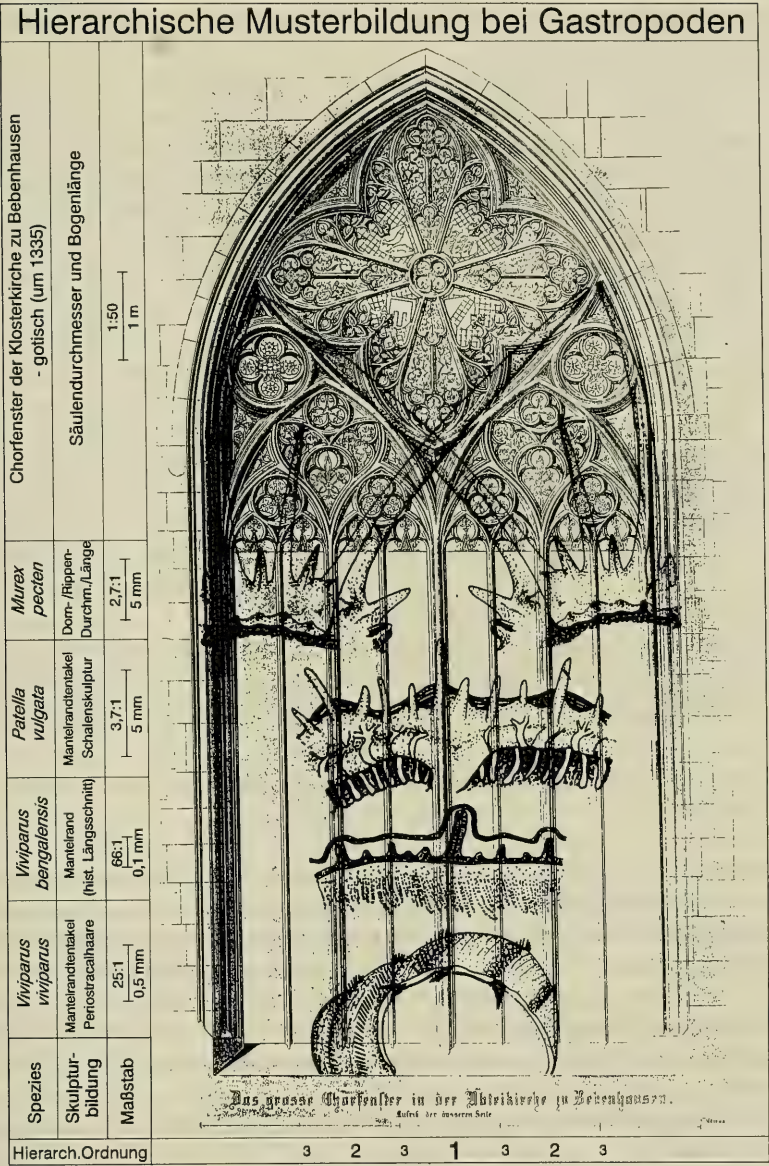


Abb. 15. Skulpturbildung erfolgt bei Gastropoden oft in einem hierarchischen Ordnungsmuster. Dies manifestiert sich sowohl in den schalenbildenden Weichteilen am Mantelrand als auch in der Schalenskulptur in Haaren, Rippen und Dornen. Die größeren Strukturen bedingen kleinere benachbarte Objekte bei relativer Äquidistanz. Es entsteht eine fraktale Symmetrie. Dieses Bauprinzip findet sich auch in einer gotischen Bogenkonstruktion wieder. *V. viviparus*: nach COOK (1949); *V. bengalensis*: nach ANNANDALE (1921); *Patella vulgata*: nach FRETTER & GRAHAM (1962); umgezeichnet. *Murex pecten*: rechts, original; links gespiegelt. Kirchenfenster: gez. von WOLFF & LEIBNITZ, Reproduktion, Landesdenkmalamt Tübingen.

poden werden im Abstand von Wochen anscheinend ohne direkte äußere Zeitgeber gebildet (MACKENZIE 1960).

Der wesentliche Unterschied zwischen den Bildungsgesetzen für Pigment- und Skulpturmuster liegt wahrscheinlich im unterschiedlichen Stoff- und Energieaufwand. Pigmente sind eine geringe materielle Investition mit starker optischer Wirkung. Skulpturen sind, je nach Größe, mit tiefgreifenden substantiellen Umbildungen des Mantelrandes verbunden. Größere Dornen können nur von längeren Mantelrandtentakeln erzeugt werden. Die Versorgung dieses Gewebes an sich erzeugt schon einen größeren Stoffumsatz. Außerdem ist die höhere Stoffabgabe in das größere Skulpturvolumen zu leisten. Diese Stoffwechselbedingungen sind im Organismus abhängig von Positionen, Abständen und der Sekretionsleistung skulpturbildender Zentren. Nur bei substantiell geringfügigen Skulpturen könnten die Bildungsmechanismen denen der Pigmentmuster entsprechen.

Dieses Gesetz der Musterbildung bewirkt eine Annäherung der Ornamentierungssymmetrie an die Selbstähnlichkeit der logarithmischen Spirale, die dem Gewinde der Molluskenschalen zugrunde liegt. Die einfache Harmonisierung hierarchischer Strukturen läßt sich auch in der Kunst und Architektur wiederfinden. Bei dem gotischen Kirchenfenster zum Beispiel (Abb. 15), dessen Bogen hierarchisch zerteilt wird, prägen sich bei ökonomischer Materialverwendung die Stabilitätsanforderungen der tragenden Säulen in deren Dicke aus.

Das gleiche Prinzip ergibt bei der Optimierung der Wachstumsprozesse komplexerer Schalenskulptur dasselbe Muster. Weshalb dieses Muster so aussieht und nicht anders, ergibt sich „von selbst“ im Laufe der Phylogenese und Ontogenese.

4.2. Dicke der Schale

4.2.1. Einleitung

Die Schalendicke ist neben der Gehäuseform ein wesentlicher Faktor bei der Diskussion der Funktionalität von Schalenskulpturen. Sie soll in dieser Untersuchung dem eigentlichen Thema Skulptur vorausgeschickt werden, weil Schalendicke eine Frage nach Substanz und Menge ist, damit dem hierarchisch untergeordneten Strukturproblem der Schale näher steht und primär nicht zur Musterbildung beiträgt. Eine erhöhte Wandstärke setzt eine größere Verfügbarkeit und stärkere Aufnahme von Kalzium voraus und bedingt unter anderem eine mechanische Verstärkung gegen äußere Kräfte.

Erste Probleme ergeben sich bereits bei der Definition und Messung von Schalendicke. Einig sind sich verschiedene Autoren darin, daß eine direkte Messung der Wandstärke weder praktikabel noch sinnvoll ist. Statt dessen wird versucht, die Wandstärke indirekt über die Bestimmung von Gewicht und Größe der Schalen auszudrücken um so zu einem relativen Schalendicke-Index zu gelangen (siehe Kap. 3.3; FRANZ 1932; RENSCH 1932; POLLARD 1975; GRAUS 1974).

In vorliegender Arbeit wurde die relative Schalendicke bei Rezentmaterial ausgedrückt als Quotient zwischen Schalengewicht und Schalenbreite. Bei Fossilmaterial, an dem das Schalengewicht wegen Sedimentfüllung nicht exakt zu bestimmen ist, wurde aus Querschliffen der Quotient der Schalenquerschnittsfläche zur Innenfläche der Windung als Maß für die Wandstärke gebildet.

In der Literatur sind Angaben zur Schalendicke von Gastropoden zwar häufig zu finden, jedoch fast ausschließlich als Schätzwert über die Bruchfestigkeit oder Licht-

penetrant. Für eine vergleichende Interpretation sind diese qualitativen Angaben verschiedener Autoren kaum zu verwenden. Die faktischen Kenntnisse über Evolution, Genetik und ökologischen Bezug von Schalendicke bei Gastropoden sind daher sehr spärlich.

Für terrestrische Gastropoden zeigt die klassische Untersuchung von RENSCH (1932) Schalendicke neben anderen Gehäuseeigenschaften in einer weiträumigen Verteilung. Er stellte häufig erhöhte Schalendicke in wärmeren Gebieten fest, jedoch ist auch Einfluß der Feuchtigkeit der Habitate möglich. Eine genetische Determination der Schalendicke wird vermutet. POLLARD (1975) kommt für *Helix pomatia* ebenfalls zum Ergebnis einer wenigstens teilweise genetischen Festlegung von intraspezifischen Unterschieden der Schalendicke und fand relativ größere Wandstärke, die einen besseren Schutz vor Austrocknung ermöglicht, in Gebieten mit geringerem Niederschlag. Da der Faktor Verdunstung für den Wasserhaushalt von Gastropoden in aquatischem Milieu wegfällt, dort dagegen der Ionengehalt des Wassers von Einfluß sein kann, ist die Sachlage bei der Schalendicke von Wasserschnecken anders.

Für marine Mollusken bringt STRAUCH (1972) viele Beispiele für eine Temperaturabhängigkeit der Kalzifikation. Die Zahl und Vielfalt kalkabscheidender Organismen nimmt gegen die Pole und in der Tiefsee gegenüber dem tropischen Flachwasser ab. Auch die Schalendicke der Mollusken ist in der Regel in wärmerem Wasser größer. GRAUS (1974) bestätigt dies durch Ermittlung eines Kalzifikationsindex mit insgesamt 105 Spezies von 4 atlantischen Fundpunkten zwischen 17° und 42° nördlicher Breite. Zum Äquator hin steigt neben der Schalendicke auch der Skulpturierungsgrad an. Limnische und terrestrische Gastropoden haben generell einen sehr viel niedrigeren Kalzifikationsindex als alle marinen Populationen.

Für limnische Gastropoden gibt es derartig umfassende Untersuchungen nicht. Bei Vivipariden stellte FRANZ (1932) spezifische Unterschiede der Schalendicke quantitativ fest, die er für erblich bedingt hielt. Eine stärkere Schale fossiler und rezenter Arten kommt im Zusammenhang mit wärmerem Klima vor, während Tiefenpopulationen aus Seen dünnchaliger sind. ZHADIN (1952) hält die Dünnchaligkeit der Gastropoden des Baikalsees für eine Folge niedriger Wassertemperatur und nennt die dickschalige *Radix peregra geysericola* aus einer Thermalquelle als Gegenbeispiel.

Der Kalkreichtum in der Umgebung ist für terrestrische Gastropoden nach RENSCH (1932) nicht ausschlaggebend für die Schalendicke. Auch bei Laborversuchen mit *Physa heterostrophia* im Süßwasser fanden ROSENTHAL et al. (1965) nur eine geringfügig erhöhte Kalziumaufnahme trotz stark erhöhter Kalziumkonzentration des Mediums.

Zur Kenntnis der natürlichen Verbreitung von intraspezifischen Schalendickeunterschieden, zur Erbllichkeit und phänotypischen Variabilität, sowie zur evolutiven Entwicklung sollen folgende Untersuchungen an ausgewählten Beispielen betragen.

4.2.2. Natürliche Variabilität der Schalendicke

4.2.2.1. Geographische Variabilität

Um einen Überblick über den Faktor Schalendicke zu bekommen, wurde zunächst die intraspezifische Variabilität in Abhängigkeit von geographischer Verbreitung untersucht. Als geeignete Spezies unter limnischen Gastropoden kommt *Valvata piscinalis* in Frage. Die Art ist in zusagenden Biotopen recht individuenreich

Tab. 5. Seen, aus denen Populationen von *Valvata piscinalis* entnommen wurden, um die Schalendicke zu bestimmen.

See	Geogr. Koordinaten		Höhe über N.N. [m]	Fläche [km ²]	max. Tiefe [m]	Tiefe der Probennahme [m]
	Breite [°']	Länge [°']				
Alpsee	47.34 N	10.42 E	811	0,88	59	15,0
Weißensee	47.24 N	10.55 E	1085	0,60	?	0,5
Bodensee	47.40 N	9.11 E	396	538	252	0,5
Gardasee	45.36 N	10.31 E	65	370	346	6,0
Wörthersee	46.38 N	14.18 E	439	19	84	4,0
Prespasee	40.55 N	21.00 E				0,5

vertreten und kommt in allen biogeographischen Regionen Europas vor (ILLIES 1978). Es wurden Populationen aus Seen mit geographisch weit gestreuter Lage verglichen (Tab. 5).

Durch die räumliche Ferne sind auch maximale Unterschiede der modifikatorischen und der genetischen Faktoren, die die Schalenbildung beeinflussen, zu erwarten. Da der Vergleich intraspezifisch durchgeführt wurde, konnte die relative Schalendicke aus den Parametern Schalenbreite und Schalengewicht ermittelt werden (Abb. 16).

Auffällig ist zunächst die Clusterbildung der einzelnen Populationen, die eine durchschnittliche Größendifferenz in den verschiedenen Seen ausdrückt. Der Koeffizient der relativen Schalendicke ist für 4 der 6 Seen relativ ähnlich. Zwei Seen dagegen, der Weißensee und besonders der Alpsee, beherbergen erheblich dünnere Populationen. Beide Orte geben Anlaß, den Faktor Wassertemperatur näher zu untersuchen.

Schalendicke i.A.v.d. geograph. Lage

Valvata piscinalis

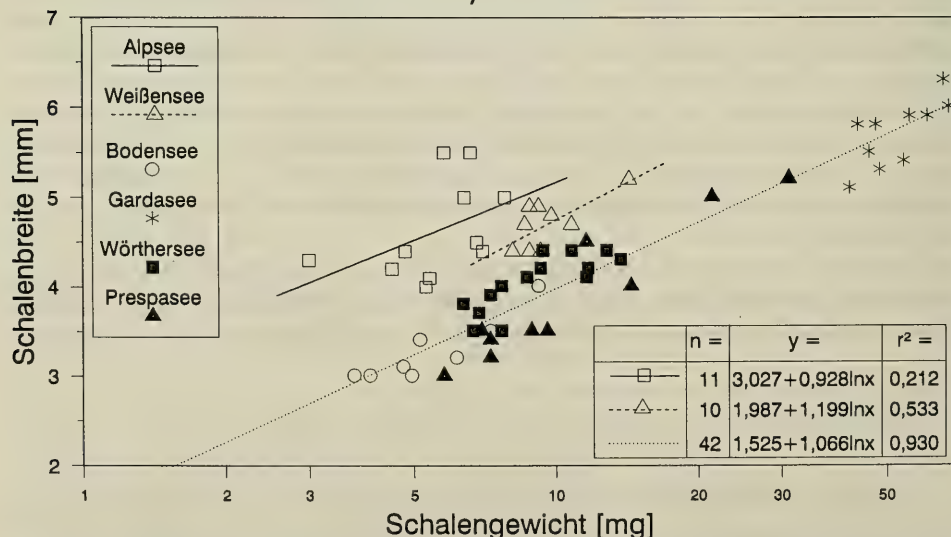


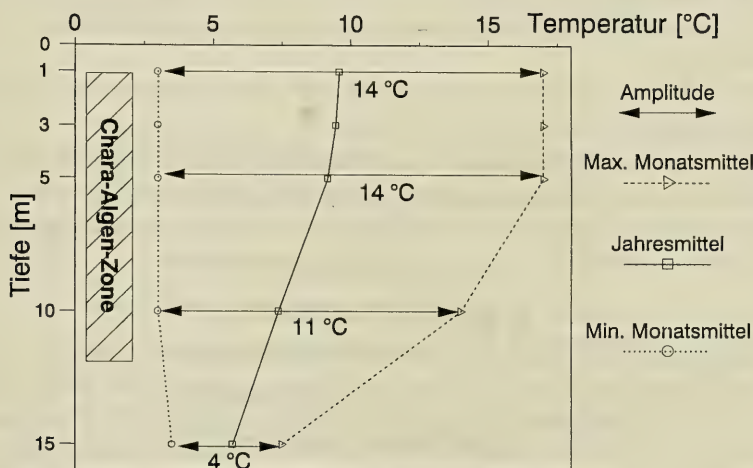
Abb. 16. Relativ dünnere Populationen von *Valvata piscinalis* im Weißensee und Alpsee, zwei kühleren Gebirgsseen.

- Der Weißensee ist wegen seiner Höhenlage als relativ kalt einzustufen.
- Auch der Alpsee liegt relativ hoch. Außerdem erfolgte hier die Probennahme in 15 m Wassertiefe und damit am tiefsten von allen Seen.

Das Ergebnis der Messungen führte zu einer näheren Untersuchung der Schalendicke bezüglich der Tiefenverteilung und Temperaturabhängigkeit im Alpsee.

Wassertemperatur im Alpsee

i.A.v.d. Wassertiefe



i.A.v.d. Jahreszeit und Wassertiefe

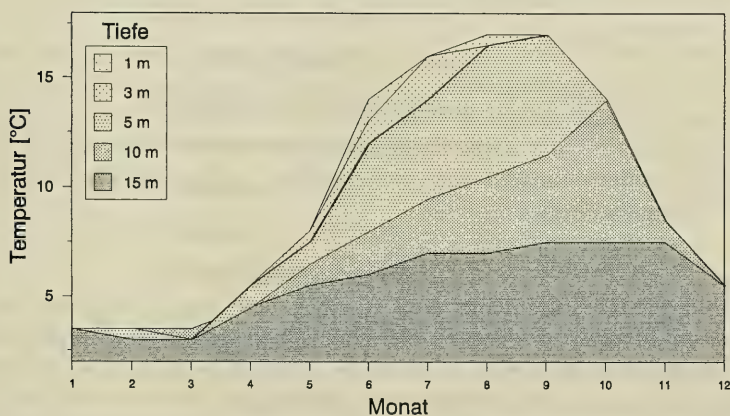


Abb. 17. (oben) Tiefenabhängigkeit der Wassertemperatur im Alpsee bei Füssen (nach FRÖBRICH et al. 1977). Nicht nur die maximale und jahresdurchschnittliche Temperatur sinkt mit der Tiefe, sondern auch die Amplitude ist in 15 m Tiefe mit 4 °C sehr verringert. Dieser limnische Biotop gemäßiger Breiten besitzt also eine Temperaturkonstanz wie ein tropischer Standort.

Abb. 18. (unten) Tiefenabhängiger Jahresgang der mittleren Monatstemperatur.

4.2.2.2. Tiefengradient

Einleitung

Die relative Dünnschaligkeit bei *Valvata piscinalis* aus 8–15 m Tiefe des Alpsees soll tiefen- und temperaturabhängig untersucht und mit begleitenden Gastropoden-Arten verglichen werden. In mitteleuropäischen Breiten ist gewährleistet, daß die Wassertemperatur holomiktischer Seen im Jahresdurchschnitt mit zunehmender Wassertiefe stetig abnimmt. Falls die Temperatur eine Rolle bei der Bildung embryonaler Skulpturmerkmale bei der Bildung von Gastropodenschalen spielt, kann dieser Faktor an Populationen aus unterschiedlicher Tiefe eines Sees untersucht werden. Durch die kleinräumigen Entfernungen werden auch genetisch bedingte Unterschiede sowie ökologische und geographische Einflüsse minimiert, die bei *Valvata piscinalis*-Populationen aus verschiedenen Seen (vorhergehendes Kapitel) nicht auszuschließen sind.

Der Alpsee bei Füssen ist ein für diese Fragestellung geeignetes Gewässer, weil er

- limnologisch gut untersucht ist (FRÖBRICH et al. 1977),
- durch große Seetiefe, windgeschützte Gebirgslage und kleine Oberfläche, d. h. geringe Windeinwirkung, eine steile Temperaturschichtung aufbaut
- und weil er von Schmutzwassereinflüssen und Eutrophierung weitgehend unberührt geblieben ist.¹⁾

Temperaturverhältnisse

Aus den Temperatur-Isoplethen für den Alpsee (nach FRÖBRICH et al. 1977) wurde das Temperatur-Jahresmittel in Abhängigkeit von der Wassertiefe errechnet (Abb. 17). Bis zur Tiefe von 5 m liegt dieser Wert bei ca. 9,5 °C und fällt dann bis 15 m Tiefe auf 5,7 °C ab. Die Differenz der Jahresdurchschnittswerte zwischen Oberfläche und 15 m Tiefe beträgt also nur 3,8 °C. Für die öko-physiologischen Wirkungen der Temperatur auf den Organismus ist die jahreszeitliche Amplitude von großer Aussagekraft. Sie beträgt in 15 m Tiefe nur 3,5 °C, gegenüber 13,5 °C an der Oberfläche (Abb. 18).

In der Tiefe kleinerer Seen besteht also eine Temperaturstabilität, wie sie terrestrisch (mit höherem absolutem Wert) nur in den Tropen möglich ist. Zwischen 10 und 15 m sinkt das sommerlich erreichte Maximum besonders rasch um 1,5 °C pro Tiefenmeter. In dieser Tiefe übersteigt die Temperatur den Wert von 5,5 °C nur für ein halbes Jahr, in den Monaten Mai bis November, während dessen sich eine Temperaturschichtung etabliert.

Synökologie

Tiefen- und Temperaturabhängigkeit von Schalenbildung kann nur bei solchen Schneckenarten betrachtet werden, die über einen größeren Tiefenbereich vorkommen. Deshalb wurde die Gastropodenfauna des Alpsees in ihrer taxonomischen Zusammensetzung und Tiefenverbreitung untersucht. Proben wurden in einem Profil bis 15 m Tiefe genommen. In Tauchgängen mit Atemgerät wurde mit einem Netz das Sediment- bzw. Pflanzenmaterial eines Areals komplett abgetragen, um

¹⁾ Ich danke der Bayerischen Verwaltung der Staatlichen Schlösser, Gärten und Seen für die Erteilung einer privatrechtlichen Gestattung zum Tauchen mit Atemgerät.

Tab. 6. Vorkommen und Häufigkeit von Gastropoden im Alpsee aus 21 Proben zwischen 0 und 15 m Tiefe.

Spezies	Individuen- zahl	Individuen- dominanz
<i>Bithynia tentaculata</i>	1019	67,8%
<i>Planorbis carinatus</i>	118	7,9%
<i>Valvata piscinalis</i>	71	4,7%
<i>Valvata cristata</i>	121	8,1%
<i>Bathyomphalus contortus</i>	89	5,9%
<i>Radix ovata</i>	23	1,5%
<i>Physa fontinalis</i>	62	4,1%
Summe	1503	100%

Gastropoden im Alpsee

Artfrequenz i.A.v.d. Wassertiefe

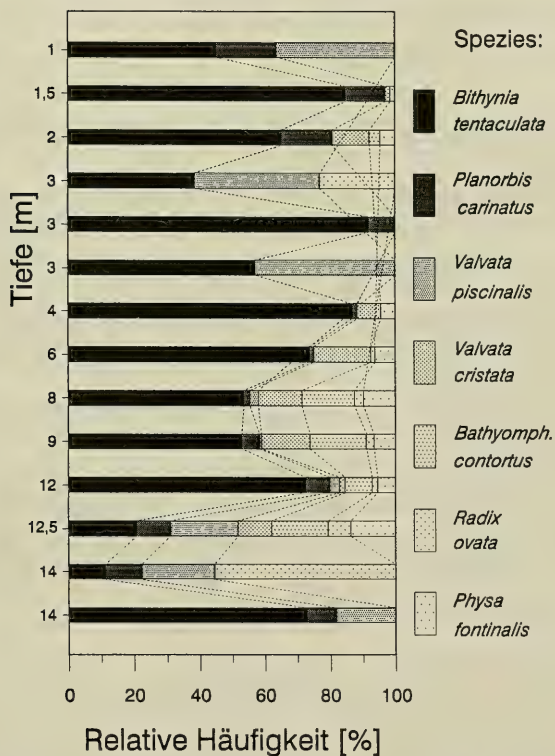


Abb. 19. Die Arten *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata* und *Planorbis carinatus* sind im Alpsee relativ häufig in allen Tiefen bis 14 m anzutreffen. Sie eignen sich deshalb für eine tiefenabhängige Schalendickeuntersuchung.

Gastropoden im Alpsee

Artenzahl und Diversität

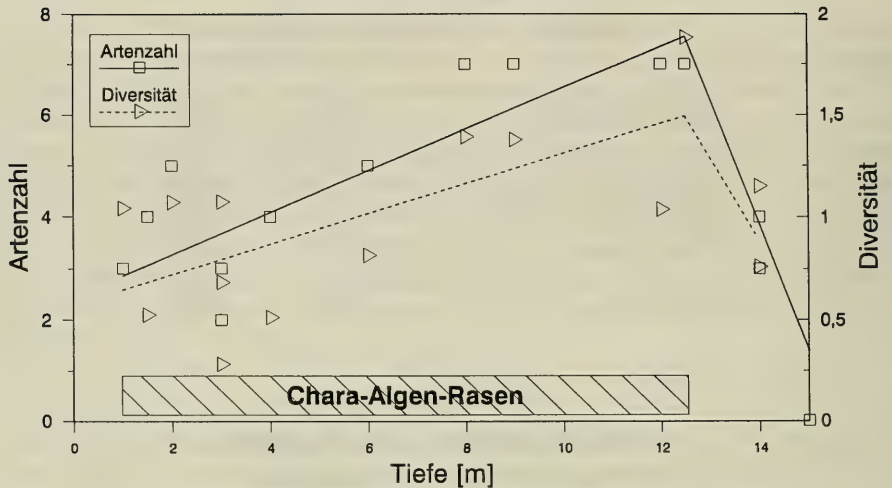


Abb. 20. Der Diversitätsindex (nach SHANNON-WEAVER) und die Artenzahl der Gastropoden zeigen ein absolutes Maximum in der unteren *Chara*-Zone des Alpsees.

relative Häufigkeiten erfassen zu können. Der Molluskeninhalt wurde ausgeschlämmt und gezählt.

Der Alpsee ist ein sogenannter *Chara*-See (vgl. Ohridsee und Steinheim). D. h. wo die Hangneigung Ablagerung von Feinsediment erlaubt, gedeihen Characeen (Armleuchter-Algen) verschiedener Arten in einem geschlossenen Rasen von 10–80 cm Höhe und in 0,5–12 m Tiefe. Am Ufer entsteht durch Welleneinwirkung ein bewuchsfreier Saum und unterhalb von ca. 12 m Tiefe liegt Kalksilt mit Bewuchs von Cyanophyceen-Matten. Diese Verhältnisse sind für die Interpretation der faunistischen Untersuchung wichtig.

Es wurden in der Charazone zwischen 0 und 15 m Tiefe die in Tab. 6 angeführten Arten von Gastropoden lebend angetroffen.

Aus 21 Proben mit 1503 ausgezählten Individuen ließen sich die relativen Häufigkeiten der Arten in verschiedener Wassertiefe in Abb. 19 darstellen. Daraus ergibt sich, daß 3 Arten (*Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata* und *Planorbis carinatus*) über das ganze Profil mehr oder weniger häufig vorkommen. Sie können der conchyliologischen Analyse unterworfen werden.

Diversität

Die taxonomische Diversität (nach SHANNON-WEAVER) im untersuchten Profil zeigt einen Tiefengradienten, der sein Maximum in der unteren Charazone erreicht (Abb. 20). Es läßt sich eine Kurve der Artendichte in Abhängigkeit von der Tiefe erstellen. Die Diversität ist nicht, wie erwartet, im Bereich des Flachwassers mit morphologisch vielfältiger Strukturierung und hohem Energiezufluß am größten, sondern in den kalten Tiefen des einförmigen *Chara*-Rasens. 7 Arten bilden hier die Gastropoden-Zönose. Unterhalb der *Chara*-Grenze nimmt die Gastropodenfauna rasch an Zahl und Vielfalt ab.

Morphologische Diversität zeigt in der unteren Charazone von 8–14 m die Art *Valvata piscinalis*. Viele Gehäuse tragen eine feine Longitudinal-Rippung als Ansatz einer Skulpturbildung (Taf. 3/1). Dieser Aspekt der Schalenbildung wird in Kapitel 4.4.1.6 hauptsächliche Thematik sein.

Messungen der Schalendicke

Bei unten folgenden Arten wurde die relative Schalendicke bestimmt. Eine Flachwasser-Population wurde jeweils einer Tiefwasser-Population der unteren Charazone gegenübergestellt:

Bithynia tentaculata (Abb. 21, oben)

Planorbis carinatus (Abb. 21, oben)

Valvata piscinalis (Abb. 21, unten)

- Bei allen Arten haben die Tiefwasser-Populationen größere Gehäuse.
- *Bithynia tentaculata* und *Planorbis carinatus* zeigen keinen Unterschied der Schalendicke in Abhängigkeit von der Wassertiefe.
- Die Tiefenpopulation von *Valvata piscinalis* ist gegenüber der Uferpopulation sehr dünnshalig und zeigt stärkere Streuung der korrelierten Parameter.

Der Unterschied der Gehäusegröße der Populationen ist wahrscheinlich nicht absolut, sondern könnte durch späteres Einsetzen der Fortpflanzungs- und Wachstumszeit bei jahreszeitlich später erreichtem Temperaturmaximum in zunehmender Wassertiefe erklärt werden (Abb. 18). Die größeren Individuen des tiefen Wassers entsprächen dann einer Generation von Elterntieren, die im flachen Wasser nach der Laichzeit bereits abgestorben ist. Im Jahreslauf müßten sich die Größenverhältnisse periodisch umkehren.

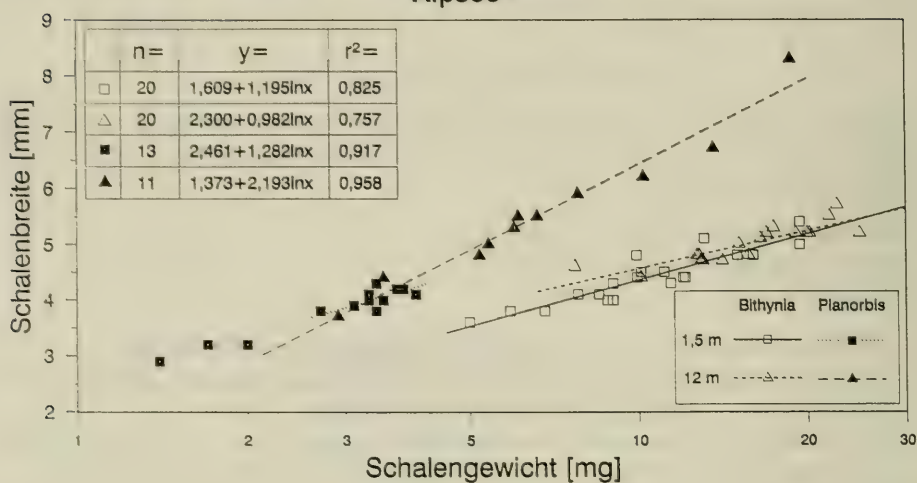
Der Unterschied der relativen Schalendicke bei *Valvata piscinalis* aus verschiedener Tiefe ist hingegen nicht zyklisch erklärbar. Im Alpsee existieren zwei conchyliologisch unterschiedliche Populationen. Ihre Habitate liegen einerseits in 2–4 m, andererseits in 8–14 m Wassertiefe. Die Horizontalentfernung beträgt 25–75 m. Zwischen diesen Zonen bestehen offensichtlich Isolationsbarrieren, die eine Vertikalwanderung ausschließen, denn Schalenform- und Dickenfaktoren sind nicht ontogenetisch modifizierbar. Der Fortpflanzungszyklus wird also in der jeweiligen Tiefenzone komplett durchlaufen. Dies ist daher auch für *Bithynia tentaculata* und *Planorbis carinatus* wahrscheinlich, obwohl hier mangels morphologischer Merkmale eine Beweisführung nicht möglich ist. Die biotopabhängige Variation der Schalendicke ist ein spezifisches Merkmal von *Valvata piscinalis*. Die Vermutung eines Zusammenhangs mit der Temperatur als mit zunehmender Tiefe wesentlichem physischen Faktor wird durch das Ergebnis gestützt. Daraus ergeben sich weitere Fragen, die das Problemfeld einkreisen und zu den Untersuchungen der nächsten Kapitel überleiten sollen.

- Wie verhält es sich mit *Valvata piscinalis* in anderen Seen bezüglich der Wassertiefe?
- Welchen Aktionsradius besitzen Valvatiden, vor allem in der Fall-Linie eines Uferprofils? (Siehe S. 46)
- Sind Characeen-Rasen für Gastropoden eine wirksame mikrogeographische Isolationsbarriere? (Siehe S. 47)

Schalendicke i.A.v.d. Wassertiefe

Bithynia tentaculata; *Planorbis carinatus*

Alpsee



Valvata piscinalis

Alpsee

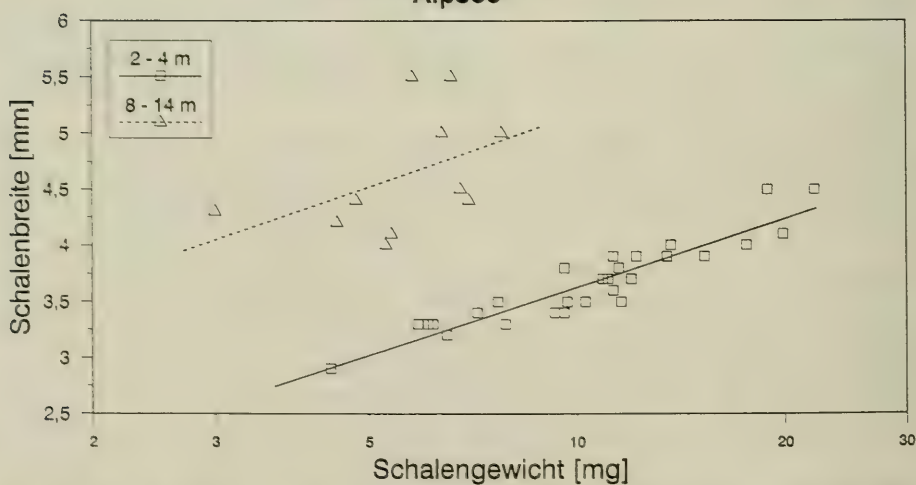


Abb. 21. Von drei Gastropodenarten sind die Tiefwasserp Populationen zur selben Zeit größer als die Flachwasserp Populationen. Jedoch nur *Valvata piscinalis* bildet in der Tiefe dünnere Schalen aus.

- Wie verhält sich die relative Schalendicke einer Spezies in Bezug auf einen Temperaturgradienten, der durch die Lage von Seen in verschiedener Meereshöhe erzeugt wird? (Kap. 4.2.2.3)
- Ist der Unterschied in der Schalendicke eine genetische Veranlagung oder weitgehend modifikatorisch beeinflusst? (Kap. 4.2.3)

Gastropoden im Bodensee

Artfrequenz i.A.v.d. Wassertiefe

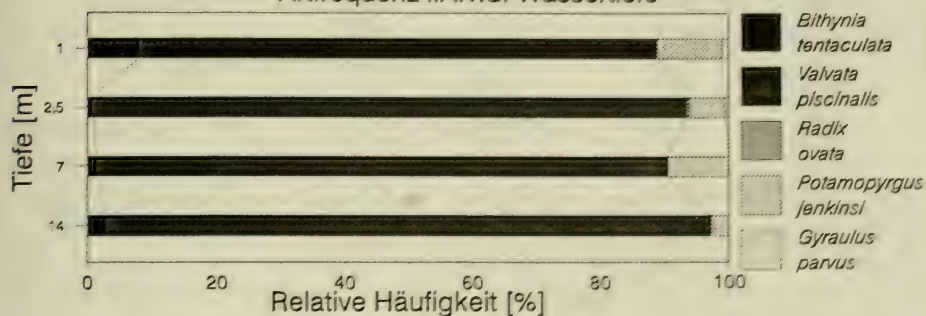


Abb. 22. Die im Alpsee untersuchten Arten *Bithynia tentaculata* und *Valvata piscinalis* kommen auch im Bodensee über das ganze Tiefenprofil vor (vgl. Abb. 19).

Schalendicke i.A.v. See und Wassertiefe

Valvata piscinalis

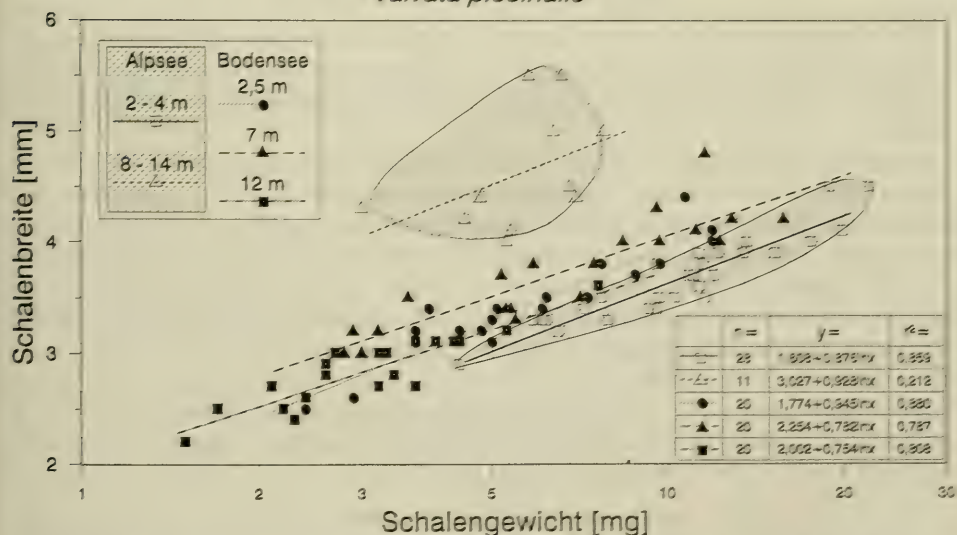


Abb. 23. Die Ergebnisse der Schalendickebestimmung von *Valvata piscinalis* im Bodensee ergeben keine tiefenabhängigen Unterschiede im Vergleich und Gegensatz zum Alpsee. Die Flachwasserpolygonen des Alpsees entsprechen den Bodensee-Polygonen verschiedener Tiefe.

Gastropoden im Bodensee

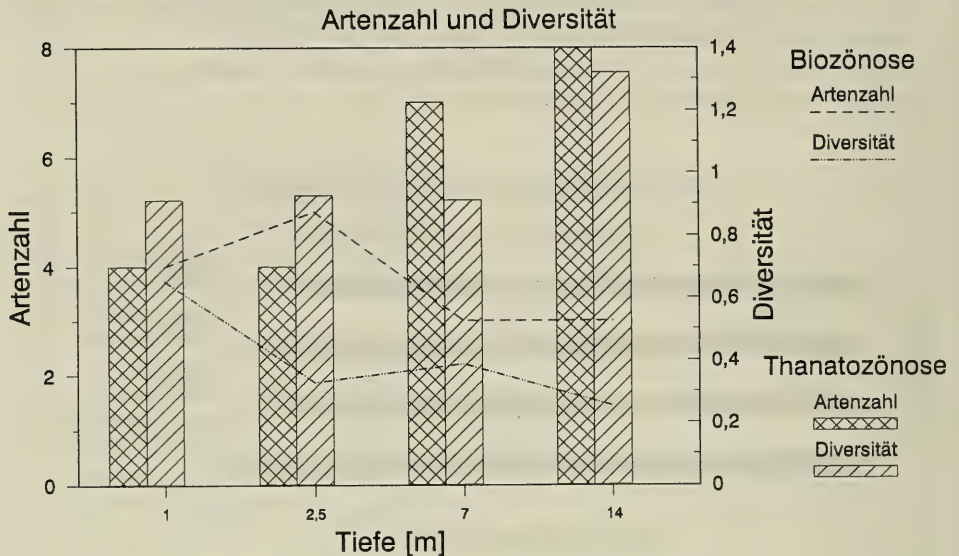


Abb. 24. Im Gegensatz zum Alpsee zeigt dieses Profil des Bodensees eine mit der Wassertiefe sinkende Tendenz in Zahl und Diversität lebender Gastropodenarten und absolut geringere Werte. Jedoch die Auswertung der leeren Schalen (Thanatozönose) ergibt ein reziprokes Verhalten und ein Maximum am tiefsten Fundpunkt. Da im Sediment mehr und andere Arten festgestellt wurden als heute dort leben, kann auf ein Aussterbe-Ereignis geschlossen werden.

Vergleich Alpsee – Bodensee

Nachdem punktuelle Aufsammlungen in verschiedenen Seen das Augenmerk auf *Valvata piscinalis* im Alpsee gelenkt haben, soll nun eine weitere detaillierte Profilaufnahme im Bodensee zur Diskussion der Ergebnisse aus dem Alpsee herangezogen werden.

Im Bodensee bei Konstanz/Egg wurden in Tauchgängen bis 15 m Tiefe Sedimentproben genommen und die Gastropoden proportional ausgezählt. In allen vier Tiefenstufen des Profils war *Valvata piscinalis* mit der höchsten Artdominanz vertreten (Abb. 22). Eine tiefenabhängige vergleichende Schalendickemessung konnte also durchgeführt werden. Das Diagramm in Abb. 23 zeigt, daß die Populationen nicht signifikant verschieden sind. Zum Vergleich wurden die Ergebnisse des Alpsees dargestellt. Dessen Uferpopulation liegt auf der Regressionsgeraden der Bodensee-Populationen aus allen Tiefen.

Zur Interpretation der unterschiedlichen Verhältnisse bei *Valvata piscinalis* in beiden Seen müssen weitere ökologische Daten verglichen werden: die Artenzahl und die Diversität der Gastropodenfauna (Abb. 24).

- Die Probennahme an dieser Profillinie im Bodensee erbrachte nur 5 Arten gegenüber 7 im weit kleineren Alpsee. Vor allem die Diversität ist – auch durch das Dominieren von *Valvata piscinalis* – erheblich geringer.
- Die Diversität sinkt mit zunehmender Wassertiefe.
- Die Auswertung der Schalen ohne lebende Tiere (Thanatozönose = Balken in

Abb. 24) ergibt jedoch ein mit der Tiefe zunehmendes Arten- und Diversitätsspektrum mit Werten, wie sie aus dem Alpsee bekannt sind (vgl. Abb. 20). Vier von neun Gastropodenarten sind nur noch subrezent in einer Thanatozönose durch ihre Schalen nachweisbar.

Daraus kann gefolgert werden, daß der Bodensee sich nicht nur bezüglich *Valvata piscinalis* anders verhält als der Alpsee, sondern daß ein ökologisches Ereignis in jüngerer Zeit einen Faunenschnitt bewirkt hat. Hierbei spielen die Characeen eine Schlüsselrolle. Den Unterschied der heutigen Vegetation der Seen zeigt Abb. 25 in einer schematischen Profil-Darstellung. *Chara* wuchs an dieser Stelle des Bodensees nur zwischen 2 und 3 m Wassertiefe am oberen Rand der Halde in geringer Dichte. Tieferes Wasser ist frei von Makrophyten.

Diskussion

Chara

Der Bodensee war, wie die meisten Voralpenseen, ein typischer *Chara*-See (BAUMANN 1911). Jedoch mit der zunehmenden Eutrophierung in den 60er Jahren ging diese Biozönose stark zurück (LANG 1967). Characeen sind bekannt als Phosphat-Flüchter (KRAUSE 1981) und brauchen klares Wasser, um bis in größere Tiefen gedeihen zu können. Mit den Armleuchter-Algen ist dann wohl auch ohne großes Aufsehen in Wissenschaft und Gesellschaft die damit assoziierte Tiergemeinschaft verschwunden. Characeen sind für Mollusken – im Gegensatz zur Ansicht vieler Malakologen und Limnologen – eine Voraussetzung hoher Art- und Individuendichte (GORTHNER 1984 b). Der relativ unbelastete Alpsee liefert dafür heute noch ein gutes Beispiel. Was hier und jetzt als Besonderheit dasteht, ist jedoch nur der bewahrte Rest einer Zönose von Characeen und Mollusken, wie sie bis vor einigen Jahrzehnten in mitteleuropäischen Seen des pleistozänen Vereisungsgebietes noch normal und verbreitet war.

Isolation

Es gibt gute Gründe, die *Chara*-Algen-Zone eines Sees als wesentliche Isolations-Barriere für die vertikale Migration von Gastropoden anzunehmen:

- Es gibt keine zugängliche Sedimentoberfläche mehr. Die inkrustierenden *Chara*-Sprosse bilden nach unten ein immer dichter werdendes Geflecht.
- Die Dichte des Basalbereichs des Rasens läßt nur millimeterbreite, vertikale Zwischenräume, was auch für kleinere Tiere ein mechanisches Bewegungshemmnis darstellt.
- Eine Wanderung der Gastropoden müßte im Basalbereich der *Chara*-Sprosse „von Ast zu Ast“ erfolgen, mit erheblicher Verlängerung der Weglänge.
- Das interstitielle Wasser im Basisbereich des *Chara*-Rasens wird anoxisch und durch mikrobielle H_2S -Anreicherung sogar toxisch. Dies prägt sich im typischen Vorkommen von Schwefelbakterien in der *Chara*-Assoziation aus (KRAUSE 1969).

Migration

Valvata piscinalis ist auf normalem Sediment sehr wohl zur Vertikalwanderung fähig. LUIB (1984) wies durch Markierungsversuche im Bodensee nach, daß in 11 m Tiefe ausgesetzte Tiere mit einer Geschwindigkeit von ca. 2 m zurückgelegter Strecke pro Tag ihre „Laichplätze“ in 3 m Tiefe wieder aufsuchten. Daher ist bei

Uferprofil und Chara-Algenzone

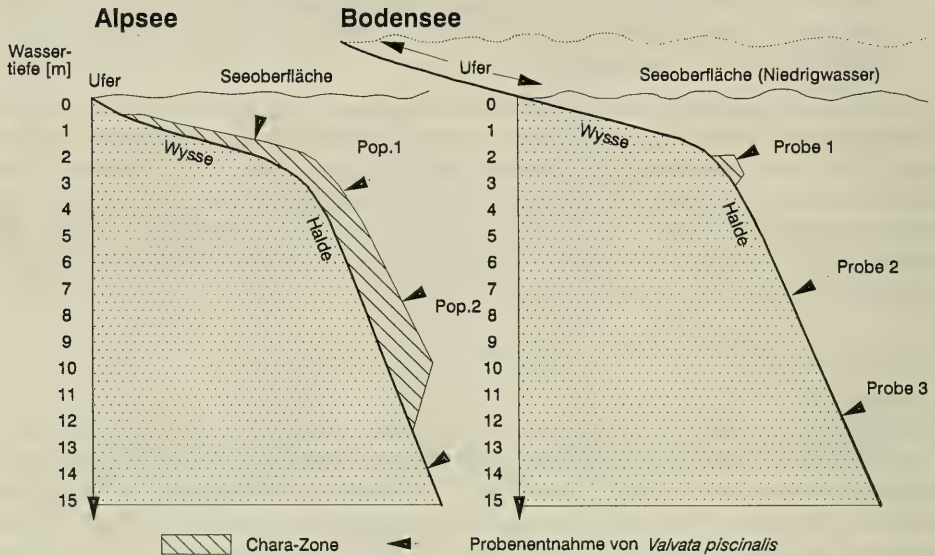


Abb. 25. Der wesentliche Unterschied im Uferprofil von Alpsee und Bodensee ist der Makrophytenbestand, zu dem auch die großwüchsigen Chlorophyceen der Gattung *Chara* gerechnet werden müssen. Während im Alpsee ein geschlossener *Chara*-Rasen bis in 12 m Tiefe besteht, existierte im Bodensee zur Zeit der Profilaufnahme keine entsprechende Phytozönose. Dies ist wahrscheinlich eine anthropogen bedingte, junge Veränderung, die die (Gastropoden-) Fauna katastrophal beeinflusste.

Verschwinden der *Chara*-Zone, z. B. im eutrophierten Bodensee, mit einer raschen Vermischung von Populationen zu rechnen, falls solche Zonierungen auch in diesem See bestanden haben sollten. Daraus erklärt sich die tiefenunabhängige Schalendicke von *Valvata piscinalis* im heutigen Bodensee im Gegensatz zu den durch Characeen isolierten, unterschiedlich dickschaligen Populationen im Alpsee.

4.2.2.3. Meereshöhe

Im Vorhergehenden wurde untersucht, wie sich die Schalendicke entlang eines Tiefengradienten in Seen verhält. Temperaturabhängigkeit wurde vermutet. Da mit der Wassertiefe aber ein ökologischer Wechsel der Zönose stattfindet, wäre es sinnvoll, einen Temperaturgradienten zu verwenden, der dieselbe Ökozone verschiedener Seen betrifft. Eine solche Variable könnte durch das Klima verschiedener geographischer Breiten geprüft werden, was aber bei Populationen mit weit entfernter Herkunft den Einfluß genetischer Distanz stärker mit ins Spiel brächte. Auf kurzer räumlicher Entfernung läßt sich ein Temperaturgradient auch über die Lage von Seen in unterschiedlicher Meereshöhe erreichen.

In der Türkei wurde im Sapancasee auf 50 m ü. N. N. und im Abantsee auf 1400 m ü. N. N. die Art *Viviparus viviparus* zahlreich in 3–4 m Tiefe gefunden. Das Ergebnis der Größen-Gewichts-Relation zeigt Abb. 26. Bei der Population des tief gelegenen Sapancasees sind drei Kohorten der mehrjährigen Art zu unterscheiden.

Schalendicke i.A.v.d. Meereshöhe

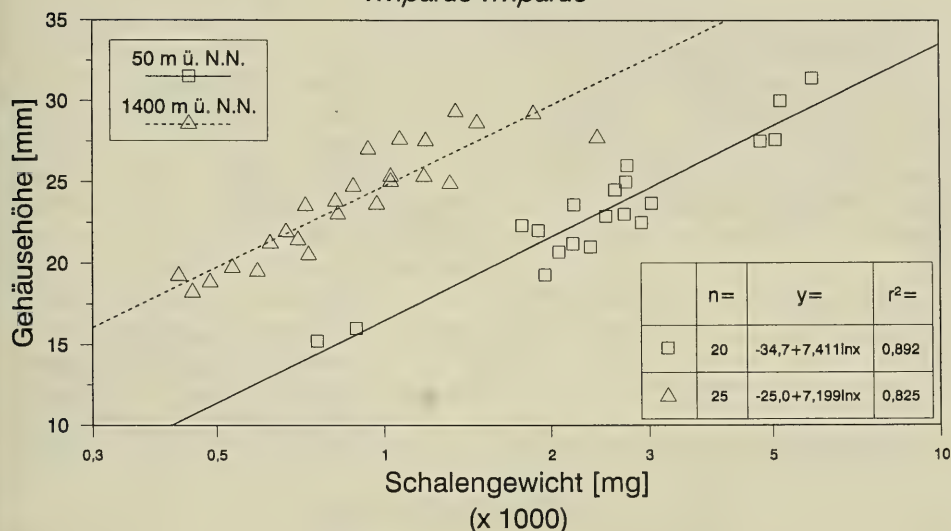
Viviparus viviparus

Abb. 26. Populationen von *Viviparus viviparus* aus sehr unterschiedlich hoch gelegenen Seen der Türkei zeigen große Schalendickenunterschiede – die dünnchaligere in größerer Meereshöhe. Dies könnte die Annahme des Temperatureinflusses, entsprechend bei *Valvata piscinalis* (Abb. 21), stützen.

Die Schalen sind relativ zur Größe viel schwerer als diejenigen des Gebirgssees. Zur Zeit der Probennahme betrug die Wassertemperatur an der Oberfläche 26 °C bzw. 18 °C. Der hoch gelegene See ist sicher auch im Jahresdurchschnitt um eine ähnliche Differenz kälter. Somit könnte der Temperaturfaktor als Ursache für Schalendicken-Variation auch in diesem natürlichen Experiment in Frage kommen.

4.2.3. Heritabilität der Schalendicke bei *Valvata*

Versuch 3

In Kapitel 4.2.2.2., Abb. 21 wurde gezeigt, daß im Alpsee zwei isolierte Populationen von *Valvata piscinalis* existieren: die eine in 2–4 m Tiefe auf unbewachsener Sedimentoberflächen mit relativ dickschaligen Gehäusen, die andere, dünnchalige in 8–14 m Tiefe auf *Chara*. Diese Schalenunterschiede müssen jedoch nicht von der Existenz zweier genetisch verschiedener Rassen abhängen, sondern können durch Umwelteinflüsse modifikatorisch bedingt sein. Zur Untersuchung dieser Frage wurden von jeder Population einige Tiere ins Labor gebracht und unter gleichen und konstanten Bedingungen gezüchtet, um die Tochtergeneration bezüglich der Schalendicke zu untersuchen.

Die Kulturen wurden in 1-Liter-Gläsern mit 3 cm Kalkschlammsediment unter künstlicher Beleuchtung von 12 Std./Tag, $20 \pm 1,5$ °C, schwacher Belüftung und Fütterung mit Trockenfutter einmal pro Woche über eine Zeit von 22 Monaten gehalten. Leider war es technisch nicht möglich, die Gegenprobe durchzuführen und die 3 m-Wildpopulation unter den niedrigen Temperaturen der 14 m-Wildpopulation mit ca. 7 °C Jahresdurchschnitt zu züchten. Die Wildpopulationen entstammen

Heritabilität der Schalendicke

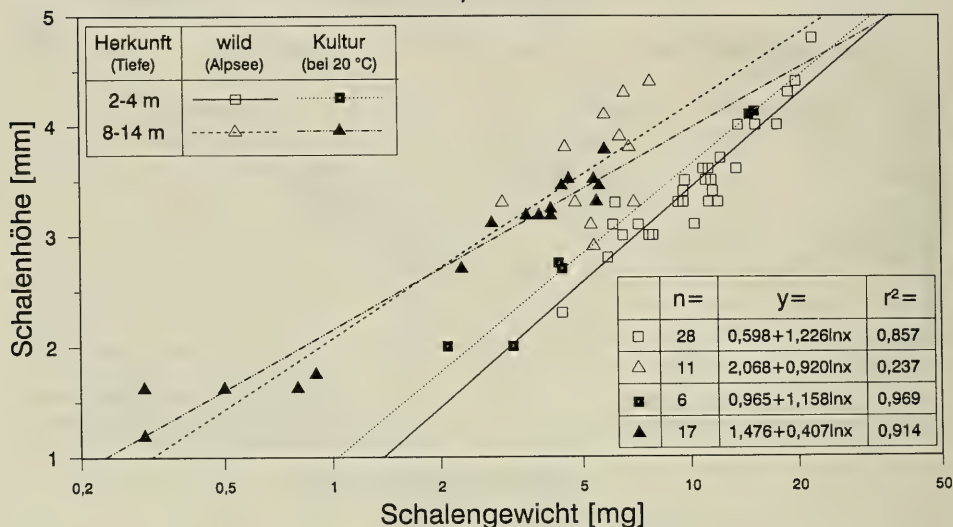
Valvata piscinalis

Abb. 27. Populationen von *Valvata piscinalis* waren aus geringer und großer Tiefe (d. h. niedrigerer Temperatur) des Alpsees ins Labor gebracht und bei konstant 20°C gezüchtet worden. Die Unterschiede der Regression der Wildpopulationen blieben auch bei den Nachzuchten der 1. Generation bestehen. Daher ist die Schalendicke bei *Valvata piscinalis* wahrscheinlich genetisch und nicht durch Temperaturmodifikation bedingt.

dem Alpsee aus 3 bzw. 14 m Tiefe. Eingesetzt wurden jeweils 6 bzw. 4 juvenile Individuen.

Aus der Wildpopulation aus 14 m Tiefe gingen innerhalb von annähernd 2 Jahren 17 Nachkommen hervor. Von den 3 m-Stammtieren wurden 6 Exemplare gezüchtet und gemessen. Die beiden Wildpopulationen sowie die jeweiligen Kulturen sind in Abb. 27 dargestellt. Die Kultur-Populationen entsprechen in ihrer Schalendicke den Wildstämmen aus der entsprechenden Tiefenzone. Folglich hatte die Angleichung der ökologischen Parameter für beide Kulturen keine Annäherung der Schalendicke der darin unterschiedlichen Ausgangspopulationen gebracht. Der Unterschied der Schalendicke der natürlichen Populationen im Alpsee ist also genetisch bedingt.

4.2.4. Züchtung unter Variation der Umwelt

Die natürliche Variabilität der Schalendicke erwies sich bei Vertretern der Familie Bithyniidae und Planorbidae als gering, bei Valvatiden und Vivipariden unter speziellen Bedingungen als sehr hoch. Für *Valvata piscinalis* konnte die Erblichkeit des Phäns nachgewiesen werden.

Es stellt sich die Frage, ob die Schalendicke von Süßwassergastropoden unter Laborbedingungen durch verschiedene ökologische Parameter modifizierbar ist. Die Arten *Melanoides tuberculata*, *Bithynia tentaculata*, *Gyraulus chinensis*, *Gyraulus albus* und *Potamopyrgus jenkinsi* wurden dafür in Kultur genommen. Valvatiden und Vivipariden wären auf Grund der Vorversuche interessante Taxa gewesen,

kamen aber wegen ihrer Ernährungsansprüche und bei *Viviparus* wegen der erheblichen Größe und langen Generationsdauer nicht in Betracht.

Die untersuchten Variablen waren die Sedimentbeschaffenheit, die Wassertemperatur sowie Art und Konzentration der gelösten Ionen, aufgeführt in Tab. 3 (A, B, C und D). Letztendlich wurde die Schalendicke aus den Versuchen 2, 8, und 9 bestimmt. *Bithynia tentaculata* ließ sich unter gegebenen Umständen nicht züchten, *Gyraulus albus* wurde nicht gemessen, weil *Gyraulus chinensis* bereits ein negatives Ergebnis gezeigt hatte. In die in Kapitel 3.3.1 beschriebene Versuchsanlage wurden adulte Tiere der genannten Arten mit jeweils 3 bis 12 Individuen eingesetzt. Frühestens nachdem die erste Tochtergeneration erwachsen war (nach 188–234 Tagen) wurden die Schalen gewogen und gemessen.

Keine der Arten *Melanoides tuberculata* oder *Gyraulus chinensis* hat bei irgend-einer Variablen eine signifikante Varianz der Schalendicke gezeigt. Dabei wurden extreme Bedingungen gestellt wie:

Sediment: Sand, Silt, sedimentfrei

Temperatur: 20 °C gegenüber 27 °C

Ionen: Verschiedene Salze bis in Konzentrationen an der Subvitalitätsgrenze der Verträglichkeit

Die Auswertung der Anzahl, Größe und Skulptur der Zuchttiere brachte jedoch Ergebnisse, die im Zusammenhang mit der ökologisch-empirischen Analyse von Skulpturbildung in Kap. 4.4.2 ausführlich dargestellt werden.

4.2.5. Evolution der Schalendicke von *Gyraulus „multiformis“*

Die Steinheimer Gastropoden gelten als ausgesprochen dickschalig. Diese Bewertung war der Hauptanlaß, um in vorliegender Arbeit Schalendicke neben Skulptur und Form der Gehäuse auch quantitativ unter den Aspekten von Bau, Funktion und Evolution zu analysieren. Es wurde in Diskussionen schon der Verdacht geäußert, daß Dickschaligkeit bei fossilen Gehäusen sekundär durch Inkrustierung entstanden sein könnte. Obwohl die Untersuchung der Schalenstruktur generell nicht beabsichtigt war, kann dieser Einwand in Bezug auf die Steinheimer Schnecken leicht durch eine REM-Aufnahme entkräftet werden (Taf. 7/1 und 2).

Bei Gehäusen verschiedener Spezies mit unterschiedlichen Formparametern genügen Gewichts-Längen-Messungen nicht mehr zum Vergleich der relativen Schalendicke. Bei fossilen Arten mit gefüllten Gehäusen ist die Gewichtsbestimmung zudem unmöglich. Aus Querschliffen kann jedoch der Quotient aus Fläche der Wandsubstanz zum umschlossenen Innenraum als brauchbare Maßzahl bestimmt werden (siehe Kap. 3.3.2). Für 6 Arten der Steinheimer Schneckenreihe wurde dies durchgeführt, sowie vergleichsweise bei 5 rezenten Arten der Gattung *Gyraulus* jeweils an 2–3 Individuen. Die Mittelwerte der relativen Schalendicke sind in Abb. 28 in Abhängigkeit von der Innenfläche als Maß für die Gehäusegröße abgebildet. Es läßt sich ableiten:

- Die Steinheimer Spezies sind gegenüber der rezenten Vergleichsgruppe dickschaliger.
- Die Stammart *Gyraulus kleini* steht bezüglich der Schalendicke näher bei rezenten Arten.
- Drei chronologisch sukzessive Populationen von *Gyraulus kleini* erfahren eine Größenzunahme, aber noch keine relative Schalenverdickung.

Schalendicke i.A.v.d. Gehäusegröße

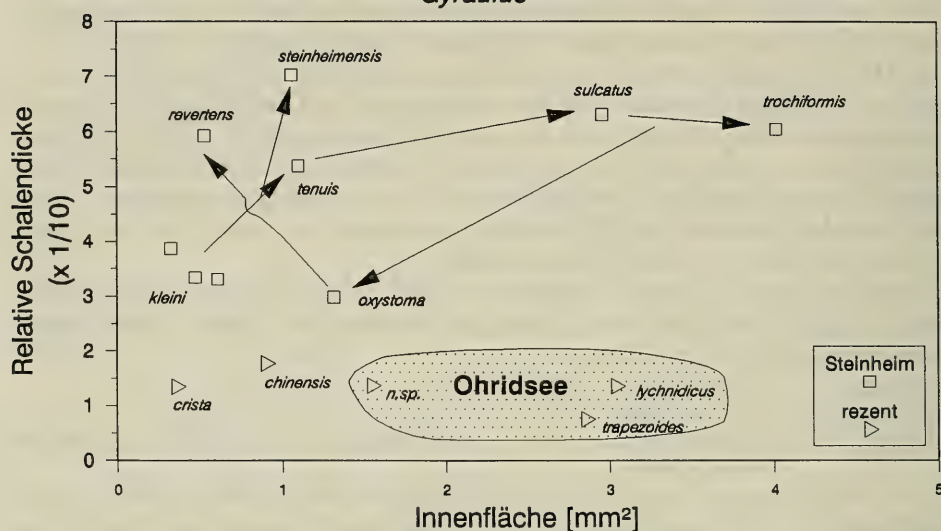
Gyraulus

Abb. 28. Darstellung der relativen Schalendicke als Quotient aus Schalenwand-Fläche und Innenfläche. Die fossilen *Gyraulus*-Arten von Steinheim sind dickschaliger als alle rezenten, hier untersuchten Arten der Gattung. Auch die ähnlich komplex skulpturierten Schalen des Ohridsees sind relativ dünnchalig. Pfeile geben für Steinheim die phylogenetische Abfolge der Arten an. Die Stammart *Gyraulus kleini* und die Übergangsart zu einem zweiten Zyklus der Skulpturdiversifizierung, *Gyraulus oxystoma*, sind am dünnchaligsten (vgl. Abb. 40).

- Zwischen der ubiquitären Art *Gyraulus kleini* und des daraus hervorgegangenen *Gyraulus steinheimensis* erfolgt eine starke Zunahme der Dickschaligkeit, welche in der Entwicklungsreihe bis *Gyraulus trochiformis* beibehalten wird.
- Der Faunenschnitt zwischen *Gyraulus trochiformis* und *Gyraulus oxystoma* ist von einer Abnahme der Schalendicke auf ursprüngliche Werte begleitet.
- *Gyraulus revertens* ist wieder dickschaliger, vor allem gegenüber *Gyraulus kleini*, dem er äußerlich ähnelt.
- Von den Arten des Ohridsees ist *Gyraulus trapezoides* (12 m Wassertiefe) gegenüber *Gyraulus lychnidicus* (Ufer) dünnchaliger.

Die subjektive Empfindung von Dickschaligkeit bei den großen Spezies täuscht und wird durch die Relativierung von Wandstärke zu Gehäusegröße aufgehoben. Die rezenten Spezies besitzen Schalen ähnlicher relativer Dicke. Im Ohridsee existieren zwei Arten, die sich in gleicher Weise in Schalendicke und Biotop unterscheiden (die tiefe Population ist dünnchaliger) wie die beiden Populationen von *Valvata piscinalis* intraspezifisch im Alpsee. Die Steinheimer Schneckenreihe erfuhr eine weitreichende Veränderung der Schalendicke, die nach den Beobachtungen an rezentem Material als evolutiv und genetisch fixiert angesehen werden muß. Diese Entwicklung erfolgt zyklisch und parallel zu Veränderungen der Größe, Form und Skulptur (vgl. Kap. 4.4.1.7). Neben Skulpturunterschieden macht die unterschiedliche Schalendicke von *Gyraulus revertens* und *Gyraulus kleini* die Identitäts- und die Wiedereinwanderungs-Hypothese (KLÄHN 1922) unwahrscheinlich.

4.3. Skulptur des Protoconchs

4.3.1. Einleitung

Bei der Untersuchung von Schalenskulpturen verdient der Protoconch bzw. die Embryonalschale von Süßwassergastropoden besondere Beachtung, weil Skulpturen dort bereits in der pränatalen Ontogenese angelegt werden. Erstens ist die Schalenbildung in der Eihülle von Umwelteinflüssen in gewissem Maße abgeschirmt und unterliegt damit anderen Selektionsbedingungen als der Teleoconch des juvenilen und adulten Individuums. Zweitens tragen die ersten Windungen der Schalen oft ausgeprägte Skulpturen, welche am Teleoconch entweder gar nicht oder nur noch schwach oder in abweichender Form auftauchen. Drittens gibt es für Süßwassergastropoden keine umfassende, vergleichend morphologische Bearbeitung dieses Merkmals.

Bei marinen Spezies dagegen, die in Bezug auf Skulpturen und larvale Entwicklungsstadien stärker differenziert sind, hat man frühontogenetische Schalenmerkmale für ökologische, biogeographische und paläontologische Zwecke ausgewertet (SHUTO 1974). Größe und Mündungsform lassen Rückschlüsse auf planktotrophe versus lecitotrophe Lebensweise zu. Arten mit planktischen Larvalstadien haben in der Regel komplexere frühontogenetische Schalenskulpturen. Die Art des Musters läßt aber keine weiteren Rückschlüsse zu. Zur vergleichenden Entwicklungsbiologie von Mollusken haben FIORONI (1982) sowie FIORONI & SCHMEKEL (1975) einen umfangreichen Beitrag geliefert. BANDEL (1982) suchte frühontogenetische Schalenmerkmale vor allem mariner Gastropoden systematisch zu verwerten.

Bei Süßwassergastropoden wurden in älteren Monographien (z. B. BAKER 1945) embryonale Schalenmerkmale nur beiläufig erwähnt. WALTER (1962) entdeckte „Punktierung“ des Protoconchs als generelles Merkmal bei *Bulinus*-Arten. HAMILTON-ATTWELL & VAN EEDEN (1971) und PATTERSON (1974) verwendeten dies zur Artdiagnose und bemerkten intraspezifische Variabilität. MEIER-BROOK (1983) fand Spiralskulptur des Protoconch bei Arten der Gattung *Gyraulus* (Planorbidae). Für die Valvatidae stellte BINDER (1967) bei 9 untersuchten Arten Longitudinalstreifung des Protoconchs fest und maß den Streifenabstand. Er sah dafür aber keine systematische Anwendbarkeit. *Valvata baikalensis* zeigte ein besonders großes Embryonalgehäuse mit weitem Streifenabstand. Bei terrestrischen Arten (Bulimulidae von den Galapagos-Inseln (COPPOIS & VOS 1986)) erwiesen sich Protoconch-Skulpturen als taxonomisch wertvoll. Eine Korrelation des Merkmals mit Besonderheiten der Adultschale, der Anatomie oder des Habitats der Arten konnte dagegen nicht gefunden werden. Die Familie Viviparidae trägt in der limnischen Gastropodenfauna eine der komplexesten Protoconch-Skulpturen, über die schon seit langem relativ gute Kenntnisse vorliegen (ANNANDALE 1924; FRANZ 1932; KESSEL 1933). ANNANDALE (1921) stellte bei der Art *Heterogen turris* aus dem Biwasee ein für Vivipariden sehr ungewöhnliches Embryonalgehäuse fest und bezog auch fossile Formen in die Betrachtung ein. Ontogenetische und phylogenetische Zusammenhänge wurden aufgedeckt und die Hierarchie der Musterbildung ansatzweise erkannt. JOKINEN (1984) verglich 3 nordamerikanische Arten und unterschied Periostracalhaare und Kiele verschiedener Typen und Größen.

GOTTSCHICK (1919/1920) hatte auch bei den tertiären Steinheimer Gyraulen Embryonalstreifung bemerkt. Diese Entdeckung und der geringe Kenntnisstand solcher Merkmale bei Planorbiden gaben den eigentlichen Anlaß zur vergleichenden

Tab. 7. Spezies, deren Protoconchskulptur näher untersucht wurde.

Spezies		Herkunft	Streifen- zahl		REM		Abbildung (Taf./Fig.)
			Min.	Max.	Vergr.	Aufn.Nr.	
<i>Ancylus</i>	<i>lapicidus</i>	Ohridsee	32	36	58	561	1/2
<i>Anisus</i>	<i>leucostomus</i>	leg. Meier—Brook	0	8	270	578	4/6
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	leg. Janz	11	18	240	512	4/8
<i>Bathyomphalus</i>	<i>contortus</i>	Hirschau	0	8	680	575	4/5
<i>Bithynia</i>	<i>tentaculata</i>	Hirschau	0	0	69	30148	2/3
<i>Choanomphalus</i>	<i>schrenkii</i>	NHMW 32952	13	14	(lichtoptisch)		
<i>Gyraulus</i>	<i>acronicus</i>	Irrsee	7	11	200	30151	
<i>Gyraulus</i>	<i>albidus</i>	Ohridsee	6	7	660	571	
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Kirch.furt	7	8	260	406	5/6
<i>Gyraulus</i>	<i>costatus</i>	Steinheim	8	9	460	590	9/2
<i>Gyraulus</i>	<i>crescens</i>	Steinheim	9	11	390	758	8/8
<i>Gyraulus</i>	<i>kleini</i>	Steinheim	7	11	200	396	7/4
<i>Gyraulus</i>	<i>laevis</i>	Villach	7	10	(lichtoptisch)		
<i>Gyraulus</i>	<i>lychnidicus</i>	Ohridsee	11	14	114	517	
<i>Gyraulus</i>	<i>oxystoma</i>	Steinheim	8	17	270	752	
<i>Gyraulus</i>	<i>parvus</i>	Bodensee	9	11	230	30146	6/2
<i>Gyraulus</i>	<i>revertens</i>	Steinheim	7	8	410	755	8/6
<i>Gyraulus</i>	<i>spirillus</i>	Taiwan	7	8	(Meier—Brook, 1983)		
<i>Gyraulus</i>	<i>sulcatus</i>	Steinheim	11	14	400	592	
<i>Gyraulus</i>	<i>tenuis</i>	Steinheim	8	24	610	746	7/6
<i>Gyraulus</i>	<i>trapezoides</i>	Ohridsee	11	20	164	401	6/4
<i>Gyraulus</i>	<i>trochiformis</i>	Steinheim	27	28	230	593	8/2+4
<i>Hippeutis</i>	<i>complanatus</i>	Tübingen	9	13	260	520	4/4
<i>Planorbarius</i>	<i>corneus</i>	Tübingen	0	9	126	568	4/3
<i>Planorbis</i>	<i>planorbis</i>	Gönningen	6	7	280	27158	
<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	Bodensee	0	0	(ohne Aufnahme)		
<i>Valvata</i>	<i>cristata</i>	leg. Meier—Brook	13	14	476	580	
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Bodensee	27	28	180	26715	2/6
<i>Valvata</i>	<i>relicta</i>	Ohridsee	19	20	180	573	3/4
<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i>	Ohridsee	51	52	196	563	3/6
<i>Valvata</i>	<i>stenotrema</i>	Ohridsee	29	30	118	521	3/2
<i>Viviparus</i>	<i>ater</i>	Gardasee	0	0	18	28283	
<i>Viviparus</i>	<i>viviparus</i>	Iseosee	3	20	14	28284	

REM-Untersuchung der Protoconch-Skulptur einheimischer rezenter Gastropoden, insbesondere *Gyraulus*, und einer diesbezüglichen Betrachtung des Steinheimer Materials.

4.3.2. Protoconch-Skulptur bei einigen Süßwassergastropoden

Zur Untersuchung kamen 33 Arten, darunter 16 aus der mitteleuropäischen Limnofauna, 7 aus dem Ohridsee und 8 aus Tertiärsedimenten von Steinheim (Tab. 7). Es wurden REM-Fotos hergestellt und ausgewertet. Eine Auswahl davon ist in den Tafeln 2–9 wiedergegeben.

Das allgemeine Erscheinungsbild der Skulpturen besteht aus kommarginalen und/oder longitudinalen Elementen oder Element-Anordnungen. Kommarginale Wachstumsstrukturen sind häufig als mehr oder weniger unregelmäßige Falten und Runzeln ausgebildet, die sich nicht quantifizieren lassen. Longitudinale Elemente sind vorherrschend. Sie treten meistens als leistenartige Aufwölbungen des Periostracums auf, die einen Kiel bilden können, manchmal aber auch als Vertiefungen. Eine kom-

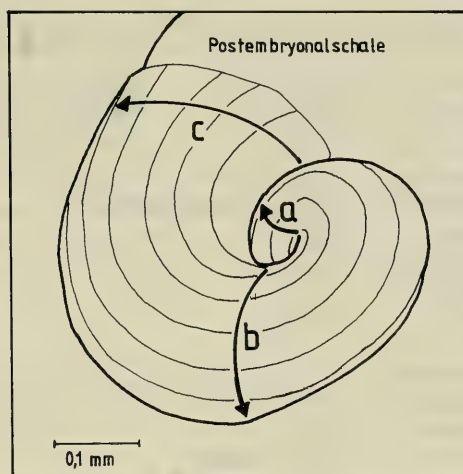


Abb. 29. Protoconch mit Abschnitten a, b und c, an denen die Zahl von longitudinalen Skulpturelementen ermittelt wurde.

marginale Periodik kann überlagert werden, was zu unterbrochenen Rillen (Gruben), mäandrierenden Leisten oder unterbrochenen Longitudinalreihen (Gitter, Zähne, Haare) führt. Divarikate Muster wurden nicht beobachtet. Ungeachtet der wirklichen räumlichen Struktur der Skulptur soll hier von longitudinalen oder kom-marginalen „Streifen“ die Rede sein, wie sie bei der lichtmikroskopischen Betrachtung erscheinen.

Diese Streifen sind abzählbar, vorausgesetzt, ein oberflächlich sauberer Protoconch ist vorhanden. Bei rezenten Tieren können die Juvenes mit noch durchsichtigen Gehäusen auch durch das Lichtmikroskop ausgewertet werden. Bei Fossilien sind Säuberung und REM-Aufnahme notwendig.

Gezählt werden die Streifen der Gehäuseoberseite, die zwischen den beiden Nähten der benachbarten Windungen sichtbar sind. In diese Größe gehen also Faktoren der Schalenform und des Protoconchdurchmessers mit ein und bestimmen neben der Variabilität des Streifenabstandes die Varianz der Meßgröße. Das Verfahren ist bei dieser taxonomischen Gruppe dennoch praktikabel und daher einer Messung absoluter Distanzen vorzuziehen.

Auch längs der Protoconch-Windungen gibt es ontogenetische Veränderungen der Skulpturmuster und der Streifenzahl. Streifen können zwischengeschaltet werden oder verschwinden. Um dieses an sich interessante Phänomen auch in seiner zeitlichen Richtung zu erfassen, wurde an drei Positionen gezählt (Abb. 29): nahe dem Beginn des Protoconchs (a), nächst dem Ende (c) und in einer mittleren Position (b).

In hierarchischen Größenunterschieden oder unterschiedlichem Feinbau (Haare, Leisten, Gruben) drücken sich qualitative Unterschiede aus, bei denen die Abzählmethode an eine prinzipielle Grenze gelangt. Das ist z. B. bei *Viviparus* der Fall.

Da die gesamte Untersuchung nur der Gewinnung eines Überblickes diene, wurde allein bei *Gyraulus albus* und *Gyraulus kleini* eine statistisch auswertbare Zahl von Individuen untersucht, ansonsten lediglich 3 – 5 Exemplare. Die Werte der Streifenzahl sind Extreme der intraspezifischen einschließlich der ontogenetischen Varianz des Protoconchs. In Abb. 30 ist der maximal festgestellte Spielraum gra-

Skulptur des Protoconch

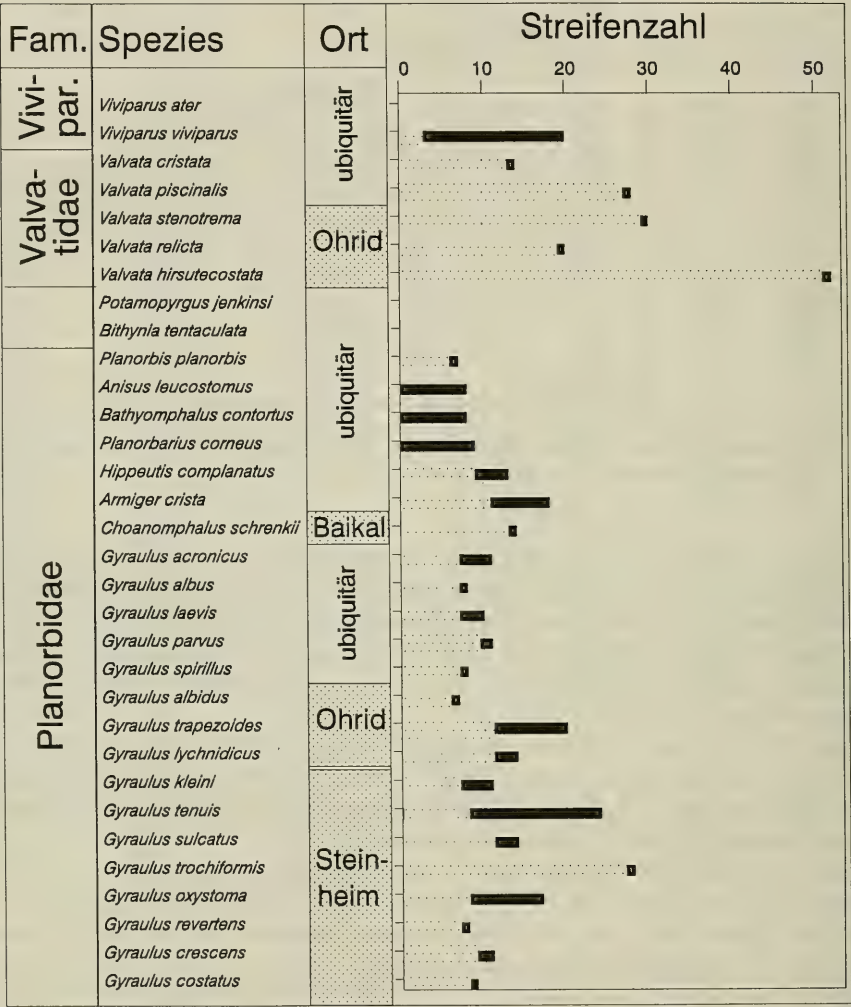


Abb. 30. Verwendung embryonaler Skulpturmerkmale als taxonomisches Kriterium. Valvatae sind durch relativ hohe Streifenzahl von Planorbiden unterschieden. Bei Gyraulus besitzen die Endemiten von Ohrid und Steinheim vermehrte Streifen. Gyraulus trochiformis zeigt die höchste Zahl innerhalb der Familie Planorbidae.

phisch (als Bereichsbalken) dargestellt. Die systematische Auswertung der Bilder und Daten brachte folgende Ergebnisse:

Viviparidae

Skulptur fehlend (*Viviparus ater*) bis relativ komplex (*Viviparus viviparus*), longitudinal in drei Reihen von Haaren und ca. 20 Leisten mit Andeutung von Zwischenleisten; Querschnitt in Position der Haarreihen gewinkelt.

Valvatidae (Taf. 2 und 3)

Longitudinale und kommarginale Skulptur. Longitudinale Muster dominieren am Anfang, kommarginale am Ende des Protoconchs. Geringer Leistenabstand (hohe Dichte: 14–52 Streifen). Dadurch entsteht „Gitterskulptur“.

Endemische Arten des Ohridsees: Tendenz zur Verstärkung der Protoconch-Skulptur ist ausgeprägt. Nach der Zahl der Leisten entspricht *Valvata piscinalis* der conchyliologisch ähnlichen, im Ohridsee endemischen Art *Valvata stenotrema*. Dasselbe gilt für *Valvata cristata* im Verhältnis zu *Valvata relictata*. Die große, endemische Art *Valvata hirsutecostata* trägt dichte, stark ausgeprägte Protoconch-Skulptur (Taf. 3/6).

Bithyniidae und Hydrobiidae

Bei den untersuchten Arten *Bithynia tentaculata* und *Potamopyrgus jenkinsi* ist der Protoconch völlig glatt.

Planorbidae

Große Formenvielfalt; longitudinale Skulptur dominiert; meist großer Leistenabstand (7–11). Unterschiede der Gattungen:

Planorbarius corneus (Taf. 4/3): Grubenartige Vertiefungen in regelmäßigem Netz; übergehend in Leisten.

Hippeutis complanatus (Taf. 4/4): Leisten nur schwach erhoben, im mittleren Teil in der Zahl halbiert, am Ende des Protoconchs mehr als Andeutung von Gruben mit kommarginaler Dehnung.

Bathymphalus (Taf. 4/5) und *Anisus* (Taf. 4/6): Longitudinale Leisten am Anfang, kommarginale Wachstumsfalten im Endabschnitt.

Planorbis: Longitudinalleisten sehr schwach bis fehlend.

Gyraulus (Taf. 5 und 6): Longitudinalleisten, von Anfang bis Ende des Protoconch reichend, meist deutlich und regelmäßig.

Die Planorbiden sind durch die Merkmale der Protoconch-Skulptur gut gegenüber Valvatiden und Vivipariden unterschieden. Der stets planispirale Protoconch hebt sie zusätzlich von anderen limnischen Gastropodenfamilien ab.

4.3.3. Variabilität und taxonomische Verwendung embryonaler Skulpturmerkmale bei der Gattung *Gyraulus*

Bei der Gattung *Gyraulus* (Planorbidae) lag besonderes Interesse und umfangreiches Sammlungsmaterial vor, um eine vergleichende Untersuchung der Protoconch-Skulptur auf Artniveau durchzuführen. Einerseits waren es die beiden stark skulpturierten *Gyraulus*-Arten des Ohridsees, andererseits die *Gyraulus* „multiformis“-Gruppe von Steinheim, welche in Beziehung gebracht werden sollten zu rezenten europäischen und ubiquitären Arten der Gattung.

Die Variabilität der Leistenzahl bei *Gyraulus albus* (Fundort Hirschau, Exkursion Nr. 8) wurde statistisch erfaßt, um die taxonomische Verwendbarkeit des Merkmals zu testen (Tab. 8). Dabei zeigte sich eine hierfür wünschenswert geringe Standardabweichung.

Nach den Ergebnissen des vorhergehenden Kapitels ist es möglich, *Gyraulus* auch innerhalb der Planorbidae mittels Protoconch-Merkmalen relativ sicher von anderen Gattungen zu unterscheiden. Es bestehen engere Beziehungen zu den Gattungen *Planorbis*, *Anisus* und *Bathymphalus*, die ebenfalls dem Tribus Planorbini ange-

Tab. 8. Untersuchung der Variabilität der Protoconchskulptur einer Population von *Gyraulus albus*.

Zahl der Protoconchleisten	
Individuenzahl	18
Mittelwert	7,42
Standardabweichung	0,6
Minimum	7
Maximum	8

hören. Die Leistenzahl liegt im Normalfall bei 7 bis 11. Frühontogenetische Veränderungen der Anzahl oder des Typs der Skulptur sind in der Regel nicht vorhanden.

Ein Vergleich mit der im Baikalsee endemischen Planorbidengattung *Choanophalus* ist phylogenetisch interessant. Nach lichtoptischen Beobachtungen an einem Exemplar des Naturhistorischen Museums Wien (NHMW 32952) weist *Choanophalus schrenkii* mit 14 Leisten eine gegenüber ubiquitärem *Gyraulus* stark erhöhte Zahl auf. Eine verwandtschaftliche Beziehung zu *Gyraulus kleini* von Steinheim, wie von BAKER (1945) vermutet, ist deshalb ausgeschlossen. *Armiger*, eine Untergattung von *Gyraulus*, trägt die hohe Zahl von bis zu 18 Leisten (Taf. 4/8).

Ausgehend von der Auswertung der fünf ubiquitären Arten *Gyraulus acronicus*, *Gyraulus albus*, *Gyraulus laevis*, *Gyraulus parvus* und *Gyraulus spirillus* mit normalerweise 7 (bis zu 11) Leisten können nun die drei endemischen Arten des Ohridsees betrachtet werden (Taf. 6 und Abb. 30):

- *Gyraulus albidus* besitzt ca. 7 Leisten, liegt also im Normalfeld von *Gyraulus*. Er ist auch conchyliologisch am besten mit einer ubiquitären Art wie *Gyraulus acronicus* vergleichbar.
- *Gyraulus lychnidicus* besitzt im mittleren Abschnitt ca. 14 Leisten.
- *Gyraulus trapezoides* besitzt im mittleren Abschnitt ebenfalls 14 Leisten, im Endabschnitt jedoch bis zu 20 (11–20). Er bildet zahlreiche feine Zwischenleisten. Die intraspezifische Variabilität ist groß.

Die Arten *Gyraulus lychnidicus* und *Gyraulus trapezoides* des Ohridsees mit für *Gyraulus* ungewöhnlichem Teleoconch zeigen auch im Protoconch stark vermehrte und variable Leistenzahl. Die Variabilität von *Gyraulus trapezoides* ist größer. Er lebt in tieferem Wasser, also in einem stabileren Biotop als *Gyraulus lychnidicus*.

Gyraulus kleini ist die Stammart der Steinheimer Evolutionsreihe. Bei der merkmalsarmen Gattung *Gyraulus* ist eine Gattungsdiagnose einer fossilen Art besonders unsicher, im vorliegenden Fall jedoch wesentliche Voraussetzung für alle Vergleiche mit lebenden Tieren. Taf. 7/4 zeigt ein gut erhaltenes Embryonalgewinde von *Gyraulus kleini*. Es trägt in der Regel 7 Leisten (bis zu 11). Es unterscheidet sich darin nicht von rezenten ubiquitären Gyraulen, wie z. B. *Gyraulus laevis*, mit dem *Gyraulus kleini* von GOTTSCHICK oft verglichen worden war. Da die Planorbiden bereits im Miozän ausdifferenziert waren, ist eine Verwechslung mit anderen fossilen Gattungen dieser Familie auszuschließen. Eine Ansprache als *Valvata*, wie es in der Literatur des 19. Jahrhunderts über Steinheim oft der Fall ist, ist damit nun völlig unmöglich.

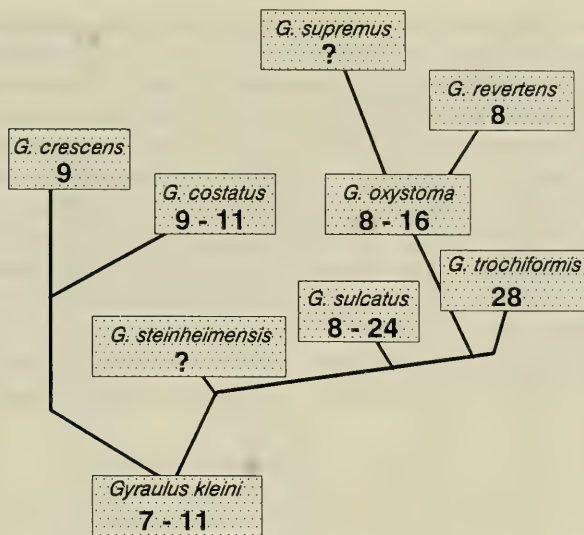


Abb. 31. Evolution der Streifenzahl des Protoconchs von *Gyraulus* „multiformis“. Die großen, skulpturierten Arten zeigen auch die stärksten Veränderungen der Protoconchskulptur.

4.3.4. Evolution der Protoconch-Skulptur bei *Gyraulus* „multiformis“

Nach der Beschreibung der Protoconch-Skulptur von *Gyraulus kleini* von Steinheim liegt es nahe, die Embryonalgehäuse der evolutiv abgeleiteten Spezies zu betrachten, um so die Phylogenie der Ontogenie zu studieren, was nur bei Organismen mit terminalem Wachstum und nur bei besonders günstigen Erhaltungsbedingungen wie in Steinheim möglich ist.

Die Ergebnisse der REM-Aufnahmen sind in den Tafeln 7–9 am Objekt zu betrachten. Die Auszählung und Darstellung erfolgte in Abb. 30. Einen besseren Vergleich in Stammbaumform läßt Abb. 31 zu. Leider konnten von der ersten endemischen Spezies (*Gyraulus steinheimensis*) und von der letzten der Stammreihe (*Gyraulus supremus*) keine auswertbaren Aufnahmen der Embryonalgewinde erzielt werden.

Die Arten der „Nebenreihe“, *Gyraulus costatus* und *Gyraulus crecens*, welche klein und planispiral blieben, sind auch in der Protoconch-Skulptur konservativ. Mit *Gyraulus tenuis* (= *Gyraulus sulcatus* bei MENSINK 1984) war bereits früh eine stark vermehrte und variable Leistenzahl von 8–24 vorhanden. *Gyraulus trochiformis*, mit dem größten und sonderbarsten Gehäuse, das von einem *Gyraulus* bekannt geworden ist, trägt nicht weniger als 28 Leisten. Der früher als *Gyraulus trochiformis* entstandene und wohl weniger spezialisierte *Gyraulus oxystoma* bleibt bei 8–16 Leisten. Der daraus hervorgegangene *Gyraulus revertens* hat, wie *Gyraulus kleini*, wieder 8 Leisten.

Insgesamt läßt sich also im Steinheimer Becken die gleiche Tendenz zur Leistenvermehrung bei den größeren und stark skulpturierten Arten von *Gyraulus* feststellen wie im Ohridsee, jedoch hier in der phylogenetischen Dimension. Morphologische Abwandlung der Arten und ihrer Adultgehäuse ergreift also auch die

Embryonalschale. Skulpturvermehrung und Erhöhung der Variabilität tritt bereits hier auf. Da frühontogenetische Merkmale als relativ konservativ angesehen werden müssen, sind die dokumentierten drastischen Veränderungen als Beweis für eine weitreichende Evolution aufzufassen. Bei *Gyraulus trochiformis* hat sich die Leistenzahl auf ein Maß vermehrt, wie es bei keiner anderen Art der Familie bisher gefunden werden konnte. Dies, wie auch der aberrante Bau des Teleoconchs, würde die Erstellung eines eigenen Taxons vom Rang einer Familie rechtfertigen.

Eine Embryonalschale von *Gyraulus kleini* zeigte Leistenvermehrung im Anfangsteil. Da diese Merkmale im Teleoconch phylogenetisch später auftreten, könnte dies bedeuten, daß ontogenetisch eine Verlagerung von frühontogenetischen Charakteren in das Adultstadium, also eine Retardation und Paedomorphose stattfindet. Ist es eine Entwicklung von Atavismen oder selektiver Erwerb neuer Merkmale, was *Gyraulus „multiformis“* im Langzeitsee von Steinheim hervorbringt?

4.4. Skulptur des Teleoconchs

4.4.1. Morphologisch-deskriptive Analyse

4.4.1.1. Einleitung

Die Untersuchung der Teleoconch-Skulptur von Gastropoden bildet den zentralen Teil der morphologischen Analyse. Der Begriff Skulptur wird hier in seiner weiten Fassung als Musterbildung der Schalenoberfläche und Aperturform verwendet. Ausgehend von der exemplarischen Beschreibung einiger ubiquitärer Süßwassergastropoden und ihrer Skulptur soll der Bau komplexer endemischer Gastropodenschalen des Ohridsees relativiert werden können. Beispiele von Gastropoden anderer Langzeitseen werden anschließend herangezogen. Anhand der marinen Spezies *Murex pecten* soll schließlich ein Maximum an Schalenkomplexität und damit das andere Extrem gegenüber normalen limnischen Gastropoden gezeigt werden. Danach werden, mit dem durch die vorangegangenen Skulpturbeschreibungen geschulten Blick und mit besonderer Berücksichtigung von *Gyraulus*, Erklärungsansätze limnischer Skulpturbildung aufgezeigt. Das neontologische Schalenstudium erlaubt schließlich eine Bewertung der Evolution der Teleoconch-Skulptur bei *Gyraulus „multiformis“* von Steinheim. Eine Zusammenstellung der mit REM aufgenommenen Spezies und Teleoconch-Skulpturen gibt Tab. 9.

4.4.1.2. Mitteleuropäische Süßwassergastropoden

Der Zugang zur Beschreibung der Teleoconch-Skulptur limnischer Gastropoden soll durch die mit ca. 50 Arten leicht überschaubare, in Deutschland heimische und ubiquitäre Fauna mit geringer Skulpturausprägung erschlossen werden. Die Daten stammen aus eigenem Sammlungsmaterial und systematischer sowie biogeographischer Literatur (GLÖER et al. 1980; EHRMANN 1949; ILLIES 1978). Die Ergebnisse der Skulpturbeschreibung sind in Tab. 10 zusammengefaßt. Einige der skulpturaufweisenden Spezies dieser Fauna sind als REM-Aufnahmen in den Tafeln abgebildet (siehe Tab. 10, rechte Spalte). Skulpturbildung in weiterem Sinne zeigen 17 von 45 Spezies (38 %). Diese Skulpturmerkmale sind den Sammlern bestens vertraut und werden auch in der malakologischen Literatur zur Artcharakteristik benutzt und dargestellt. In diesem Zusammenhang interessiert die systematische Verteilung sowie die spezifische Ausprägung von Schalenskulptur, die kurz erläutert werden soll.

Tab. 9. Spezies, deren Teleoconchskulptur näher untersucht wurde.

Spezies		Herkunft	REM		Abbildung (Taf./Fig.)
			Vergr.	Aufn. Nr.	
<i>Ancylus</i>	<i>lapidus</i>	Ohridsee	58	561	1/2
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	Tübingen	290	511	5/1
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	Tübingen	54	508	4/7
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	Wendelsheim	60	26719	5/3
<i>Armiger</i>	<i>crista</i>	Tübingen	49	507	5/2
<i>Bithynia</i>	<i>tentaculata</i>	Alatsee	12	30181	2/2
<i>Bithynia</i>	<i>tentaculata</i>	Hirschau	47	30153	2/1
<i>Ginaia</i>	<i>munda</i>	Ohridsee	21	756	1/1
<i>Gyraulus</i>	<i>acronicus</i>	Irrsee	16	31755	6/3
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Hirschau	25	28289	5/5
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Kirch.furt	220	407	5/7
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Bad Urach	63	26713	5/4
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	Iseensee	65	30187	5/8
<i>Gyraulus</i>	<i>costatus</i>	Steinheim	85	589	9/1
<i>Gyraulus</i>	<i>costatus</i>	Steinheim	50	30143	9/3
<i>Gyraulus</i>	<i>crescens</i>	Steinheim	63	759	8/7
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	50	30142	9/4
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	55	30140	9/7
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	65	30139	9/6
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	60	30144	9/8
<i>Gyraulus</i>	<i>denudatus</i>	Steinheim	55	30141	9/5
<i>Gyraulus</i>	<i>kleini</i>	Steinheim	30	28292	7/3
<i>Gyraulus</i>	<i>lychnidicus</i>	Ohridsee	480	516	6/6
<i>Gyraulus</i>	<i>lychnidicus</i>	Ohridsee	29	515	6/5
<i>Gyraulus</i>	<i>spec.</i>	Ohridsee	260	566	6/8
<i>Gyraulus</i>	<i>parvus</i>	Bodensee	25	30145	6/1
<i>Gyraulus</i>	<i>revertens</i>	Steinheim	37	760	8/5
<i>Gyraulus</i>	<i>sulcatus</i>	Steinheim	14	26705	7/8
<i>Gyraulus</i>	<i>tenuis</i>	Steinheim	30	26711	7/7
<i>Gyraulus</i>	<i>tenuis</i>	Steinheim	29	748	7/5
<i>Gyraulus</i>	<i>trapezoides</i>	Ohridsee	35	514	6/7
<i>Gyraulus</i>	<i>trochiformis</i>	Steinheim	11	28290	8/1
<i>Gyraulus</i>	<i>trochiformis</i>	Steinheim	66	595	8/3
<i>Melanoides</i>	<i>tuberculata</i>	Villach	12	30188	1/7
<i>Melanoides</i>	<i>tuberculata</i>	Villach	11	27166	1/8
<i>Planorbarius</i>	<i>corneus</i>	Ungarn	14	27162	4/2
<i>Planorbarius</i>	<i>corneus</i>	Märchensee	12	30137	4/1
<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	Bodensee	18	31756	1/4
<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	Bodensee	12	31757	1/5
<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	Bodensee	25	30182	1/3
<i>Pyrgula</i>	<i>annulata</i>	Gardasee	15	30149	1/6
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Alpsee	15	31754	3/1
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Wörthersee	170	26709	2/8
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Bodensee	26	26716	2/5
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	Wörthersee	20	26708	2/7
<i>Valvata</i>	<i>relicta</i>	Ohridsee	57	572	3/3
<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i>	Ohridsee	190	564	3/8
<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i>	Ohridsee	13	31751	3/5
<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i>	Ohridsee	12	31753	3/7

Tab. 10. Das Auftreten verschiedener Skulpturtypen bei Süßwassergastropoden der Fauna von Deutschland. Kommt nur eine seltene, eventuell modifikatorisch bedingte Variante vor, wird dies durch eingeklammerte Symbole (+) dargestellt und nicht in die prozentuale Auswertung unten mit einbezogen.

Taxon			Ornamentierung				Abbildung (Taf./Fig.)
Familie	Genus	spec.	i.a. ohne Skulptur	Pigment- muster	Skulptur i.e.S.	polygon. Querschnitt	
Neritidae	<i>Theodoxus</i>	<i>danubialis</i>		+			
	<i>Theodoxus</i>	<i>fluvialis</i>		+			
	<i>Theodoxus</i>	<i>transversalis</i>		+			
Viviparidae	<i>Viviparus</i>	<i>ater</i>		+			
	<i>Viviparus</i>	<i>contectus</i>		+			
	<i>Viviparus</i>	<i>viviparus</i>		+	+		
Valvatidae	<i>Valvata</i>	<i>cristata</i>	+				
	<i>Valvata</i>	<i>pulchella</i>	+				
	<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	+		(+)		2/5
Hydrobiidae	<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	+		(+)	(+)	1/3
	<i>Lithoglyphus</i>	<i>naticoides</i>	+			(+)	
	<i>Bythinella</i>	<i>alta</i>	+				
	<i>Marstoniopsis</i>	<i>scholtzi</i>	+				
Bithyniidae	<i>Bithynia</i>	<i>leachi</i>	+				
	<i>Bithynia</i>	<i>tentaculata</i>	+				2/1
Physidae	<i>Aplexa</i>	<i>hypnorum</i>	+				
	<i>Physa</i>	<i>acuta</i>	+				
	<i>Physa</i>	<i>fontinalis</i>	+				
Lymnaeidae	<i>Lymnaea</i>	<i>stagnalis</i>	+		(+)		
	<i>Stagnicola</i>	<i>corvus</i>	+				
	<i>Stagnicola</i>	<i>glabra</i>	+				
	<i>Stagnicola</i>	<i>turricula</i>	+				
	<i>Galba</i>	<i>truncatula</i>	+				
	<i>Radix</i>	<i>auricularia</i>	+		(+)		
	<i>Radix</i>	<i>peregra</i>	+		(+)		
	<i>Myxas</i>	<i>glutinaosa</i>	+				
	<i>Ancylus</i>	<i>fluvialis</i>	+		(+)		
Ancyliidae	<i>Ferrissia</i>	<i>wautieri</i>	+				
	<i>Acroloxus</i>	<i>lacustris</i>	+				
Planorbidae	<i>Anisus</i>	<i>leucostomus</i>	+				
	<i>Anisus</i>	<i>spirorbis</i>				(+)	
	<i>Bathymorphalus</i>	<i>contortus</i>	+				
	<i>Anisus</i>	<i>vortex</i>				+	
	<i>Anisus</i>	<i>vorticulus</i>				(+)	
	<i>Gyraulus</i>	<i>acronicus</i>			+		6/3
	<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>			+		5/5
	<i>Gyraulus</i>	<i>laevis</i>	+				
	<i>Gyraulus</i>	<i>riparius</i>				+	
	<i>Gyraulus</i>	<i>rossmaessleri</i>	+				
	<i>Gyraulus</i>	<i>crista</i>			+		4/7
	<i>Segmentina</i>	<i>nitida</i>				+	
	<i>Hippeutis</i>	<i>complanatus</i>				+	
	<i>Planorbarius</i>	<i>corneus</i>	+				4/1
	<i>Planorbis</i>	<i>carinatus</i>				+	
	<i>Planorbis</i>	<i>planorbis</i>				+	
Gesamtzahl, ohne (+)		45	28	6	4	6	
%			62,2%	13,3%	8,9%	13,3%	
Gesamtzahl ohne Planorbidae		29	23	6	1	0	
%			79,3%	20,7%	3,4%	0,0%	
Planorbidae		16	5	0	3	6	
%			31,3%	0,0%	18,8%	37,5%	

- Neritidae: Pigmentmuster, oft intensiv und komplex.
 Viviparidae: Pigment meist in Form von 3 longitudinalen Bändern.
 Hydrobiidae: keine Skulpturen. *Potamopyrgus jenkinsi*, der eigentlich nicht zur heimischen Fauna gehört, bildet in manchen Populationen häufig longitudinale Periostracalkiele.
 Lymnaeidae: gelegentlich „hammerschlägige“ Oberfläche.
 Planorbidae: a) Periostracalskulptur bei 3 von 16 Arten (*Gyraulus albus*, *Gyraulus acronicus* und *Gyraulus (Armiger) crista*), siehe Tafel 5/5, 6/3 und 4/7. Dabei bestehen ein longitudinaler Periostracalkiel bei *Gyraulus acronicus*, kommarginale Periostracalrippen bei *Gyraulus (Armiger) crista* und eine gitterartig überlagerte Periostracalskulptur bei *Gyraulus albus*.
 b) Polygonale Aperturform, d. h. Abweichung des Windungsquerschnitts von der sphärisch-elliptischen Form, zeigen 6 bis 8 von 16 Arten. Dies äußert sich in einer Kante, die kielförmig spitz (*Planorbis carinatus*), oder etwa rechtwinklig (*Planorbis planorbis*, *Anisus vortex*) bis stumpf (*Anisus vorticulus*, *Anisus spirorbis*) sein kann.

Die verbleibenden Familien sind im Betrachtungsgebiet im allgemeinen skulpturlos. Aus den Daten von Tab. 10 lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

- 38 % der heimischen limnischen Gastropoden zeigen Skulpturbildung.
- Verschiedene Ausprägungen der Ornamentierung treten familienspezifisch auf (Pigmentierung bei Neritiden und Vivipariden, Skulptur im engeren Sinne bei Planorbiden).
- Skulpturhäufigkeit und Vielfalt ist bei Planorbiden mit 9 von 16 Arten (56 %) weit größer als bei den übrigen Familien der Fauna mit 6 von 29 Arten (21 %).
- die Periostracalskulptur ist bei der Gattung *Gyraulus* stark ausgeprägt.

Insgesamt sind die Schalenskulpturen dieser Fauna wenig auffällig und nur ansatzweise entwickelt, was ein Vergleich zu anderen Faunen zeigen wird (folgende zwei Kapitel sowie Kap. 5.1). Ein Beispiel stark entwickelter Skulptur in der näheren Umgebung zu Deutschland gibt *Pyrgula annulata* aus dem Gardasee (Taf. 1/6).

4.4.1.3. Endemische Gastropoden des Ohridsees

Ein ganz anderes Bild als bei verbreiteten mitteleuropäischen Gastropoden ergibt sich für die Schalenskulptur von Arten, die im Ohridsee endemisch sind. Der Ohridsee ist in Makedonien an der jugoslawisch-albanischen Grenze gelegen (vgl. Kap. 2.2.1). Er ist der tiefste und älteste See Europas (STANKOVIC 1960) und besitzt eine hochgradig endemische Fauna, darunter auch viele Gastropoden. Die intralukustrischen Verbreitungsverhältnisse sind jedoch kompliziert (RADOMAN 1955; STANKOVIC & RADOMAN 1955; GORTHNER 1984 b). Es werden 75 Arten genannt, die den See und seine Umgebung bewohnen, wovon 57 (76 %) endemisch sind. Im See selbst leben jedoch nur 54 Arten, wovon 5 nur lokal und selten vorkommen, vielleicht durch anthropogene Wirkung eingeschleppt wurden, und ubiquitär sind. Es bleiben also 49 Arten, von denen 47 (96 %) endemisch sind. Diese Arten sind in Tab. 11 aufgelistet und entsprechend Tab. 10 nach ihrer Skulptur bewertet worden. Hinweisen auf Tafeln mit Abbildung der Gehäuse in REM-Aufnahmen stehen in der äußersten rechten Spalte.

Die Übersicht zeigt, daß Skulpturbildung in allen Familien stark vertreten ist, am uneinheitlichsten bei den meist sehr kleinen Orientaliiden, doch generell bei Valvatiden, Pyrguliden und bei Planorbidae (*Gyraulus*). Ein quantitativer Vergleich mit der mitteleuropäischen Fauna ist in Tab. 12 zu sehen.

Tab. 11. Gehäuse-Ornamentierung bei endemischen Spezies aus dem Ohridsee.

Familie	Taxon		Ornamentierung				Abbildung (Taf./Fig.)
	Genus	spec.	i.a. ohne Skulptur	Pigment- muster	Skulptur	polygon. Querschnitt	
Valvatidae	<i>Valvata</i>	<i>stenotrema</i> Pol.			+		
	<i>Valvata</i>	<i>hirsutecostata</i> Pol.			+		3/5
	<i>Valvata</i>	<i>rhabdota</i> Sturany			+		
	<i>Valvata</i>	<i>relicta</i> Pol.			+		3/3
Orientaliidae	<i>Dolapia</i>	<i>ornata</i> Radoman			+	+	
	<i>Karevia</i>	<i>miladinovorum</i> Hadzisce			+	+	
	<i>Ohridohauffenia</i>	<i>depressa</i> Radoman			+	+	
	<i>Ohridohauffenia</i>	<i>sublitoralis</i> Radoman				+	
	<i>Ohridohoratia</i>	<i>carinata</i> Radoman			+	+	
	<i>Ohridohoratia</i>	<i>pygmaea</i> Westerlund				+	
	<i>Ohridosturanya</i>	<i>stankovici</i> Hadzisce	+				
	<i>Ohrigocea</i>	<i>karevi</i> Hadzisce			+	+	
	<i>Ohrigocea</i>	<i>samulii</i> Hadzisce	+				
	<i>Polinskiola</i>	<i>polinski</i> Radoman	+				
	<i>Polinskiola</i>	<i>sturanyi</i> Westerlund	+				
	<i>Rotondia</i>	<i>rotonda</i> Radoman	+				
	<i>Zaumia</i>	<i>kusceri</i> Hadzisce	+				
	<i>Zaumia</i>	<i>sanctizaumi</i> Radoman	+				
	<i>Lyhndia</i>	<i>hadzii</i> Hadzisce				+	
	<i>Lyhndia</i>	<i>stankovici</i>			+	+	
	<i>Lyhndia</i>	<i>sublitoralis</i>				+	
	<i>Lyhndia</i>	<i>karamani</i> Hadzisce			+	+	
	<i>Pseudohoratia</i>	<i>brusinae</i> Radoman	+				
	<i>Pseudohoratia</i>	<i>lacustris</i> Radoman	+				
	<i>Pseudohoratia</i>	<i>ochridana</i> Polinski	+				
Pyrgulidae	<i>Pyrgohydrobia</i>	<i>grochmalickii</i> Polinski	+				
	<i>Chilopyrgula</i>	<i>sturanyi</i> Brusina			+	+	
	<i>Macedopyrgula</i>	<i>pavlovici</i> Polinski			+	+	
	<i>Macedopyrgula</i>	<i>wagneri</i> Polinski			+	+	
	<i>Neofossarulus</i>	<i>stankovici</i> Polinski			+	+	
	<i>Stankovicia</i>	<i>baikaliiformis</i> Polinski				+	
	<i>Trachyochridia</i>	<i>filocincta</i> Polinski			+		
	<i>Ginaia</i>	<i>munda</i> Sturany				+	1/1
	<i>Ochridopyrgula</i>	<i>macedonica</i> Brusina			+	+	
	<i>Xestopyrgula</i>	<i>dybowskii</i> Polinski				+	
	<i>Micropyrgulidae</i>	<i>stankovici</i> Polinski			+		
	<i>Radix</i>	<i>relicta</i> Polinski	+				
Planorbidae	<i>Gyraulus</i>	<i>albidus</i> Radoman			+		
	<i>Gyraulus</i>	<i>lychnidicus</i> Hesse			+	+	6/3
	<i>Gyraulus</i>	<i>trapezoides</i> Polinski			+	+	6/7
	<i>Planorbis</i>	<i>macedonicus</i> Sturany				+	
Ancyliidae	<i>Ancylus</i>	<i>lapicidus</i> Hubendick			+		1/2
	<i>Ancylus</i>	<i>scalariformis</i> Stank. & Rad.			+		
Ancyliidae	<i>Ancylus</i>	<i>tapirulus</i> Polinski	+				
Acroloxidae	<i>Acroloxus</i>	<i>improvisus</i> Polinski	+				
	<i>Acroloxus</i>	<i>macedonicus</i> Hadzisce			+	+	
Gesamtzahl		47	14	0	24	25	
%			29,8%	0,0%	51,1%	53,2%	

Tab. 12. Vergleich der Ornamentierung der Süßwassergastropoden-Faunen von Deutschland (Tab. 10) und Ohrid (Tab. 11).

Limnische Gastropoden	Arten- zahl	mit Schalen- ornament	davon mit		
			Pigment- muster	Skulptur- muster	polygonaler Apertur
Deutschland	45	38%	35%	24%	35%
Ohridsee	47	70%	0%	73%	76%

Im Ohridsee ist nicht nur der Gesamtanteil der skulpturierten Spezies etwa doppelt so hoch wie in Deutschland bzw. Mitteleuropa. Auch die besonders tiefgreifende Umgestaltung der Gehäuse mit polygonaler Apertur ist bei drei Viertel aller Spezies vorhanden. Ferner ist die Intensität der Skulpturbildung des Periostracums (Haare, Taf. 6/8; Schuppen, Taf. 3/8; hohe Rippen, Taf. 1/2) und der Schale (breite Wülste, Taf. 3/3; „Wellblechskulptur“, Taf. 1/1) enorm.

Es ist nicht Ziel vorliegender Arbeit, eine lückenlose Beschreibung der Schalen-skulptur aller Spezies aus Langzeitseen zu liefern. Vielmehr sollen Evolutionstendenzen, Bau-Charakteristika und ökologisches Umfeld beispielhaft analysiert werden. Daher wird bezüglich weiterer Abbildungen und Beschreibungen auf die taxonomische Literatur verwiesen.

Bei morphologisch-vergleichender Betrachtung der Gastropodenfauna des Ohridsees läßt sich also qualitativ und quantitativ außergewöhnliche Skulpturausbildung feststellen. Weiterhin wird der See fast ausschließlich von stenöken, endemischen Spezies besiedelt. Insgesamt ist seine Fauna also morphologisch und taxonomisch hoch differenziert. Die Gattung *Gyraulus* ist dafür ein typisches Beispiel. Ansätze der Skulpturbildung ubiquitärer Spezies entwickeln sich im Ohridsee in endemischen Formen fort.

4.4.1.4. Gastropoden aus Langzeitseen

Vergleichbar zum Ohridsee gibt es weltweit eine Reihe weiterer alter Seen mit bemerkenswerter Fauna. Dies sind der Biwasee in Japan, der Inlésee in Burma, der Titicacasee in Peru/Bolivien, der Baikalsee in Sibirien und der Tanganyikasee in Ost-Afrika (vgl. Kap. 2.2.2., Abb. 6). Sie heben sich als sogenannte Langzeitseen mit einer Lebensdauer von 100 000 bis mehreren Millionen Jahren von allen anderen, normalerweise schnell verlandenden Binnenseen ab. Ausgehend vom geographischen Aspekt der Artbildung gibt BROOKS (1950) einen Vergleich der Faunen. BOSS (1978) diskutiert die Evolutionsbedingungen von Gastropoden dieser Seen und stellt geographische Daten sowie Artenlisten zusammen. Beide Autoren stellen die Frage der taxonomischen Diversität in den Vordergrund, ohne auf die morphologischen Eigenheiten dieser endemischen Spezies einzugehen, speziell auf die starke Skulpturenentwicklung der Schneckenschalen. Weitere vergleichbare Langzeithabitate sind der Quatro Cienegas Komplex von Coahuila in Mexiko (TAYLOR 1966) und das Malili-System sowie der Possosee auf Celebes (SARASIN & SARASIN 1898).

Als erstmals Schalen aus dem Tanganyikasee (WOODWARD 1859) und Baikalsee (GERSTFELD 1859) der wissenschaftlichen Beschreibung zugänglich wurden, war dieses Phänomen bereits aufgefallen. Von BOURGUIGNAT (1885) wurden die Formen durch ihre Ähnlichkeit zu marinen Gehäusen als „thalassoide“ bezeichnet. Zur Definition und Genese dieses Begriffs siehe Kap. 6 im Anschluß an den analytischen Teil. Eine vergleichende Untersuchung der Schalenskulpturen fehlte. Ihre Beschreibung und die Diskussion ihrer Bedeutung erfolgte also bisher ausschließlich im Rahmen der umfangreichen Literatur zu Faunistik der betreffenden Seen.

Eine Skulpturbewertung, wie im Falle des Ohridsees durchgeführt, hätte nur Aussagewert, wenn parallel dazu eine Vergleichsfauna der Umgebung bewertet würde. Da der Stand systematischer und biogeographischer Bearbeitung für die einzelnen Langzeitseen sehr unterschiedlich ist, wurde nur für den Baikalsee und den Tanganyikasee eine solche Bewertung vorgenommen. Diese wird in Kap. 5.1.2 nach Erläuterung des semiquantitativen Bewertungsschlüssels dargestellt werden.

Konvergenzen

Die Endemiten der Langzeitseen sind im jeweiligen See entstanden und nicht etwa weit zerstreute Relikte einer ehemaligen Fauna mit entsprechenden Schalenskulpturen. Bei der Gattung *Gyraulus* zum Beispiel, die im europäischen Ohridsee wie im ostasiatischen Biwasee mit eigenen Arten mit ähnlichen Gehäusen vorkommt (vgl. Abb. 4), zeigt der sehr unterschiedliche Bau von Radulae oder Prostata, daß keine engere verwandtschaftliche Beziehung besteht und die Gehäuse konvergent entstanden sein müssen (MEIER-BROOK 1979).

Wie sich *Gyraulus* in verschiedenen Langzeitseen conchyliologisch konvergent entwickelt hat, so sind auch andere Taxa, die in Langzeitseen einer evolutiven Abwandlung unterlagen, an verschiedenen Orten mit conchyliologisch ähnlichen Merkmalskomplexen ausgestattet, d. h. *Gyraulus* bildet Kiele und Haare, *Valvata* bildet Rippen, *Viviparus* Wülste und Knoten.

Variabilität

Die Schalenmerkmale sind innerhalb eines Sees intraspezifisch oft sehr variabel, z. B. bei *Gyraulus* im Ohridsee (GORTHNER & MEIER-BROOK 1985), bei *Neothauma* (MOORE 1901), *Tiphobia borei* (MOORE 1898–1899 a) oder *Lavigeria nassa* aus dem Tanganyikasee. Aus der letztgenannten Art hatte BOURGUIGNAT (1890) über 40 Arten gemacht. JOHNSTON & COHEN (1987) untersuchten die Variabilität und Verbreitung mit Methoden der multivariaten Statistik. Karyologische Befunde (KAT 1986) zeigen andererseits, daß die conchyliologisch sehr unterschiedlichen Gattungen *Neothauma* und *Bellamyia* eng verwandt sind.

Extreme Skulptur

Von den Pulmonaten besitzt *Miratesta celebensis*, die im Possosee lebt, eine ungewöhnlich große und feste Schale mit Gitterskulptur und siphonostomer Mündung. Einige Melaniiden des Tanganyikasees weisen Schalenskulpturen und Formen auf, wie sie in der rezenten Limnofauna einzigartig sind. *Tiphobia borei* ähnelt mit ihren Dornen, die als Ein- und Ausfuhrsipho dienen (vgl. Kap. 5.3.3.), einer marinen *Murex*. „Dornen“ als Ausfuhrsipho des Atemwasserstroms besitzen auch *Bathanalia howesi* und *Paramelania iridescens*.

4.4.1.5. Komplexe marine Gehäuse: *Murex pecten*

Einleitung

Eines der komplexesten Gehäuse innerhalb der Gastropoden überhaupt besitzt *Murex pecten* (LIGHTFOOD 1789) aus dem Indo-Westpazifik (Taf. 10/1). Die bei Muriciden gewöhnlich auftretenden Stacheln sind hier an Zahl und Länge maximal ausgeprägt. Es entsteht eine bizarre Form, und die Spezies trägt wohl wegen der parallelen Bestachelung des Siphos auch den Namen „Venuskamm“ bzw. wird aufgrund einer anderen naheliegenden Assoziation „Skelettspindel“ genannt. Eine so weitgehende Ausdifferenzierung von Schalenskulptur bietet für die conchyliologische Analyse die Möglichkeit, quantitative und statistische Untersuchungen innerhalb eines Individuums durchzuführen. Im Komplexen wird die Erkenntnis der Gesetzmäßigkeit eines Konstruktionsprogrammes eher möglich sein, als im Einfachen, da das Erfassen von Regeln in der häufigen Wiederholung von Zahlen- und Maßverhältnissen leichter gelingt. Die Analyse von *Murex pecten* bildet gewissermaßen das Komplement zum Studium primitiver Skulpturbildungen bei Süßwasserschnecken, welche ihrerseits die Regeln der ökologischen Umweltbeziehungen

besser erkennbar werden lassen (siehe nachfolgendes Kapitel 4.4.1.6). In der folgenden Ausführung steht also der bautechnische Aspekt im Vordergrund, während sonst das Thema dieser Arbeit die ökologisch-adaptive Fragestellung betont.

Eine Monographie der Muriciden von RADWIN & D'ATILIO (1976) stellt die morphologische Vielfalt der Gehäuse dar und nennt ihre systematisch wichtigen Merkmale. Die supraspezifische Taxonomie basiert bei dieser Familie auf Radula und auch auf Gehäusecharakteren (RADWIN & D'ATILIO 1971). Die ausgeprägte Varix- bzw. Dornbildung der Muriciden wurde von verschiedenen Autoren untersucht. MAK-KENZIE (1960) fand bei *Eupleura caudata*, daß eine Wachstumsperiode mit Varixbildung, die bei dieser Spezies eine halbe Windung umfaßt, 7 Wochen benötigt. Äußere, langperiodische Zeitgeber haben dabei keinen Einfluß. Bei Arten von *Epitonium*, der „Wendeltreppe“, bei der die bis zu 15 Varices pro Windung viel dichter stehen, ließen sich artspezifische Unterschiede der Zahl systematisch verwenden (ROBERTSON 1983). Zum bautechnischen Aspekt der wachstumsbedingten Entfernung von Dornen bei *Murex* trug CARRIKER (1972) mit Aquarienbeobachtungen bei. Eine Varixbildung mit 30 mm Schalenzuwachs umfaßte 35 Tage, wovon ca. 8 Tage zur chemischen Entfernung von alten Dornen benötigt wurden.

Für die Untersuchung zur Verfügung standen insgesamt 5 Exemplare der Spezies aus der Kollektion SEILACHER sowie aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart, Inv.-Nr. SMNS ZI 1 und ZI 2. Das am besten erhaltene Exemplar ohne abgebrochene Stacheln wurde vermessen. Es ist hinterlegt am Institut für Geologie und Paläontologie Tübingen unter der Nr. GPIT 1653/1. Zum Vergleich ähnlicher Skulpturbildungen wurden Individuen der Arten *Murex troscheli*, *Murex scolopax* und *Murex tribulus* herangezogen (Inv.-Nr. SMNS ZI 3 bis ZI 8). Die Rippenhöhe und die Zwischenabstände wurden aus dem Querschnitt eines Abdrucks des Gehäuses mittels eines Meßokulars bestimmt, die übrigen Gehäusemaße mit der Schieblehre.

Die Definition der gemessenen Skulpturparameter zeigt Abb. 32. Die Benennung der Perioden der Dornbildung (Varices) verwendet die Windungszahl, gezählt von der Mündung und mit Null beginnend und Buchstaben (a – c) innerhalb einer Windung. Die Numerierung der Dornen einer Periode erfolgt ausgehend von der Sutura im Uhrzeigersinn um die Apertur (Abb. 33). Es wurden die Abschnitte I, II und III unterschieden (siehe Kap. 4.4.1.5, S. 73, und Abb. 36). Jeder Dorn ist dadurch eindeutig klassifiziert und ansprechbar, z. B. 0-a–14.

Tab. 13. Maße und Charakteristika eines Gehäuses von *Murex pecten*, das der morphometrischen Untersuchung der Skulptur zugrunde liegt.

<i>Murex pecten</i>	Gehäusemaße
Gesamthöhe	127 mm
Apex bis Siphoende	118 mm
Apex bis Mündungsbasis	50 mm
Sipholänge	68 mm
Breite ohne Dornen	33 mm
Breite mit Dornen	77 mm
Mündungshöhe	24 mm
Auflagefläche	67 cm ²
Gehäusegewicht	19,08 g
Windungszahl	9
Zahl der Dornen	154

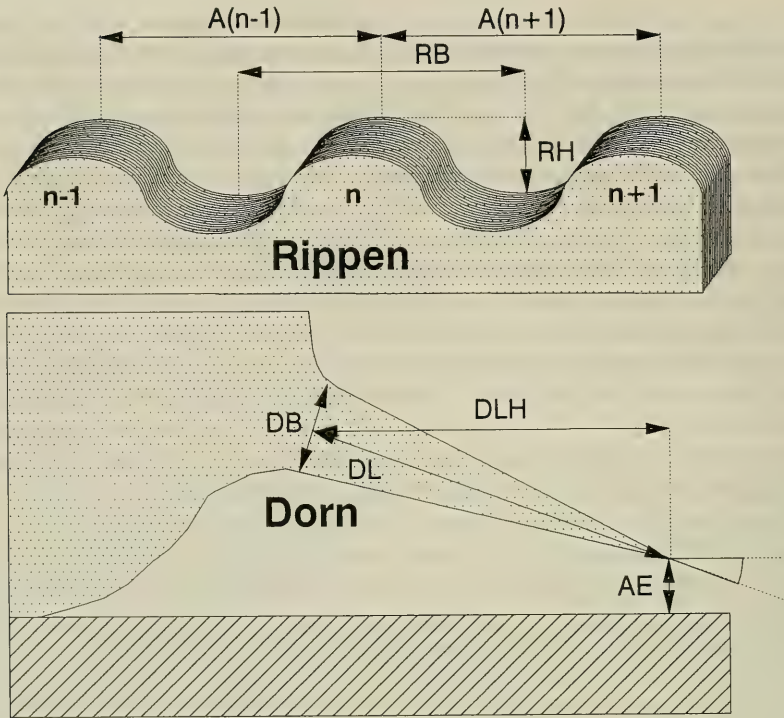


Abb. 32. Definition der gemessenen Skulpturparameter bei *Murex pecten*: RB = Rippenbreite, RH = Rippenhöhe, $A_{(n-1)}$, $A_{(n+1)}$ = Abstand zum benachbarten Skulpturelement, DB = Dornbreite, DL = Dornlänge, DLH = horizontale Dornlänge, AE = Abstand der Dornspitze zur Ebene der Auflagefläche.

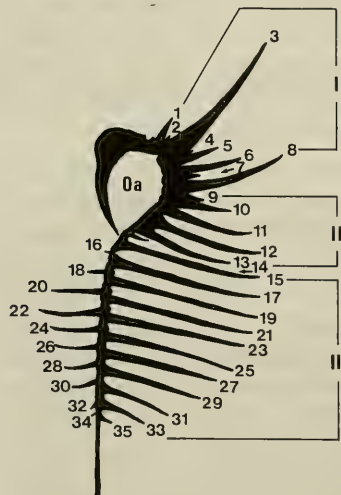


Abb. 33. Benennung der Skulpturelemente am Beispiel der letzten Varixbildung in der Mündungsebene (0-a). Die Zählung der Dornen beginnt an der Sutur und schreitet zur Siphonspitze fort (1–35). Es werden drei Abschnitte (I, II und III) unterschieden.

Diese Grundelemente sind sowohl ontogenetisch wie auch peristomatisch (entlang des Mündungsrandes) vielfältigen und beziehungsreichen Variationen unterworfen. Die folgende differenziertere Betrachtung soll die ontogenetische (zeitliche) und die peristomatische (räumliche) Dimension getrennt behandeln.

Ontogenetische Entwicklung der Skulpturelemente

Zyklus der Skulpturbildung

Das Gehäuse des untersuchten, relativ großen, adulten Individuums von *Murex pecten* besitzt 9 Windungen. In gleichen Winkelabständen werden pro Windung etwa 3 Perioden einer Skulpturbildung durchlaufen, die im nächsten Kapitel ausführlich beschrieben werden wird und die aus den Skulpturtypen longitudinaler Rippen, kom marginaler Dornenreihen und gezähntem Mündungsrand besteht. Der exakte Winkel der Periode ist 110° , also weniger als eine Drittel Windung. Der Vorteil davon ist, daß beim Wachstum die Dornenreihe der drittletzten Periode resorbiert wird und die neue Dornenbildung in entsprechender Position simultan erfolgen kann. Dadurch wird eine Kalk-Zwischenlagerung und Neuakkumulation minimiert. Weiterhin werden durch die 110° -Winkel die Spitzen des Dorns Nr. 3 der vorhergehenden Windungen (siehe Taf. 10/3) näher an der Auflageebene des Tieres plaziert, was dem Schutz des caudalen Weichkörpers dienen könnte. So kommen auf 9 Windungen theoretisch 29,5 statt 27 Perioden. In der Terminologie der Perioden wurde

Tab. 14. Bildung von Dornen an einem Gehäuse von *Murex pecten*. Nur auf der letzten Windung sind alle Dornen erhalten, während sie in früher gebildeten Gehäuseteilen größtenteils wieder resorbiert wurden.

Windung	Peri- ode	gebildete Dornenzahl				erhaltene Dornenzahl			
		in Abschnitt			Summe	in Abschnitt			Summe
		I	II	III		I	II	III	
0	a	8	6	21	35	8	6	21	35
0	b	8	6	20	34	8	6	20	34
0	c	8	6	19	33	8	6	19	33
1	a	7	5	18	30	6		8	14
1	b	7	5	17	29	6			6
1	c	7	5	16	28	6			6
2	a	6	4	15	25	5			5
2	b	5	4	14	23	4			4
2	c	4	4	13	21	3			3
3	a	3	3	12	18	2			2
3	b	2	3	11	16	1			1
3	c	2	3	10	15	1			1
4	a	2	2	9	13	1			1
4	b	2	2	8	12	1			1
4	c	2	2	7	11	1			1
5	a	2	1	6	9	1			1
5	b	2	1	5	8	1			1
5	c	2	1	4	7	1			1
6	a	1	0	3	4	1			1
6	b	1	0	2	3	1			1
6	c	1	0	1	2	1			1
7	a	1	0	0	1	1			1
Summe		83	63	231	377	68	18	68	154

Ontogenie der Skulpturbildung

Murex pecten

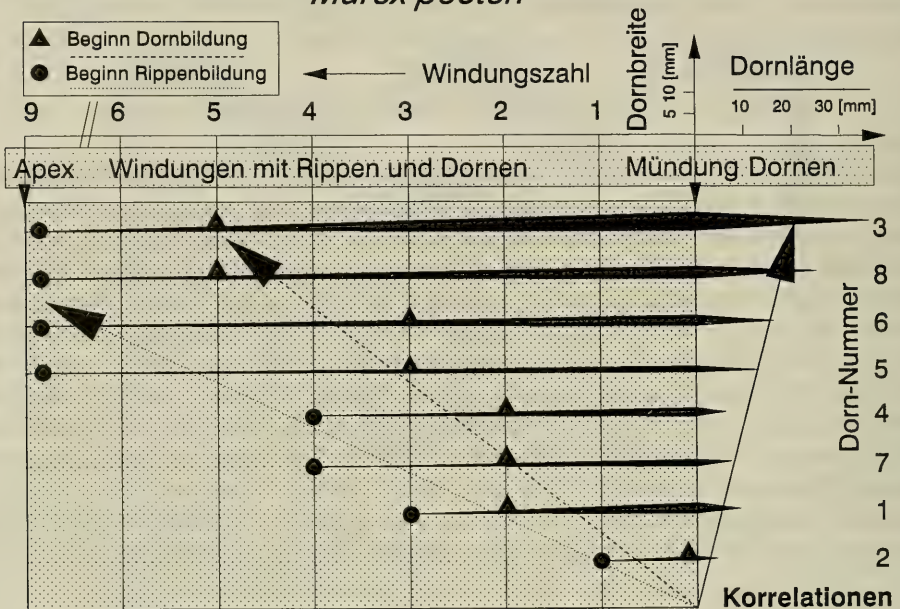


Abb. 34. Korrelation von Morphologie und Ontogenie der Skulptur. Je früher eine Rippe beginnt, um so früher erfolgt auf ihr die Dornbildung, um so länger werden die Dornen und um so breiter die Rippen- und Dornbasisdurchmesser.

diese bei weiter zurückliegender Windungszahl zunehmende Verschiebung bisher nicht berücksichtigt (Tab. 14). Windungen wurden hier von der Mündung mit Null beginnend rückwärts gezählt. Die entsprechenden Perioden sind mit Buchstaben a, b und c benannt. Alle Perioden mit gleichem Buchstaben liegen somit auf einer vom Apex ausgehenden spiralförmigen Linie (Taf. 10/3). Im Laufe der Ontogenie ändert sich die Skulpturbildung entlang des Mantelrandes mit zunehmender Komplexität bis zur letzten Periode 0-a, die in Kap. 4.4.1.5, S. 73 ff., detailliert beschrieben werden wird. Die auffälligsten Erscheinungen sind hierbei die Dornen in einer kommarginalen Aufreihung, die für die Periode 0-a, von der Sutur beginnend mit 1 bis 35 nummeriert wurden (Abb. 33). Nur von Periode 0-a, 0-b und 0-c, also der jeweils letzten Windung, sind alle Dornen erhalten (Tab. 14, rechts). Von Periode 1-a wird der Abschnitt II vollständig resorbiert, III teilweise bis auf in diesem Falle 8 von 18 Dornen und in Abschnitt I wird nur Dorn Nr. 8 bis auf einen Stummel (Taf. 10/1) abgebaut, da er mit den Dornen 0-a-1 bis 3 in Kollision geraten würde. Die Dornen und Rippen 1 bis 8 sind adapikal oberhalb der Sutur (Anwachsnaht) gelegen und damit ontogenetisch zurückverfolgbar. Von Abschnitt I bleiben dadurch 68, von II 18 und von III 68 Dornen an diesem Individuum erhalten, also insgesamt 154 Stück. Davon stehen 102 in der letzten Windung. Aus dem ontogenetisch erhaltenen Teil von III lassen sich Dornzahlen zurückliegender Windungen berechnen. In den Perioden 0-c, b und a wird nämlich an der äußersten Stelle zur Siphospitze hin (acrogen) jeweils pro Periode ein neuer Dorn angefügt. Falls diese Regel bis zur 21. Periode

rückwärts fortsetzbar ist, wird dort in Windung 7a der Beginn der lateralen Siphobestachelung zu suchen sein (Tab. 14). Für Abschnitt I ist die Individualgeschichte der Dornentwicklung direkt beobachtbar. Auch hier ist die Zahl nicht konstant. Es gilt die Regel, je größer ein Dorn in 0-a, um so früher wurde er gebildet. Die Dornausbildung beginnt mit Nr. 3 und Nr. 8 in Windung 6 und 5 gefolgt von Nr. 6 und 5 in Windung 3 usw., also in zwischenliegenden Positionen (interkalar) (Abb. 34). Für Abschnitt II läßt sich kein Anhaltspunkt finden. Hier wurde eine lineare Zunahme der Dornzahl angenommen, später als I und III in der 5. Windung beginnend. Hieraus ergibt sich eine Gesamtzahl der Dornbildung dieses Individuums von 377 Stück (Tab. 14). Davon sind insgesamt 59 % bereits resorbiert. Für die Entwicklung longitudinaler Rippen ergeben sich ähnliche Verhältnisse. Je breiter eine Rippe ist, um so früher wird sie gebildet (Abb. 34). In der Windung 6, vor jeder Dornbildung, sind kommarginale Rippen in ähnlicher Stärke ausgebildet wie longitudinale, so daß ein Gittermuster entsteht. Die Differenzierung der Rippen in Abschnitt I erfolgt ebenfalls interkalar.

Intrazyklischer Ablauf

Der Zyklizität der Skulpturbildung entspricht, wie von anderen Muriciden bekannt ist, auch eine Periodik der Wachstumsdynamik. Der substantielle Zuwachs und die Morphogenese erfolgen dabei diskontinuierlich in kurzen Zeitabschnitten mit dazwischenliegenden Verharrungspausen im relativen Adaptationsoptimum des Gehäusezustandes, das mit der peristomatischen Dornreihe erreicht sein dürfte. Daher ist es legitim und nicht paradox, von „Anfang und Ende“ eines Zyklus zu sprechen und ihn nach dem gezähnten (ehemaligen) Mündungsrand beginnen zu lassen. Das neu zu bildende Gewindedrittel besteht zu drei Vierteln aus relativ gleichförmigem, längsgeripptem Wandmaterial, das in der zweiten Hälfte durch eine leichte, aber zunehmende, kommarginale Rippenandeutung überlagert sein kann, was zu knotenartigen Verdickungen führt. Aus den Rippen geht dann kommarginal, synchron und abrupt innerhalb eines Windungswinkels von weniger als 5° eine Dornreihe hervor. Die Wachstumslinien der Dornen zeigen, daß sie von basal nach distal verlängert und dann in einer in Wachstumsrichtung gebogenen Naht geschlossen werden. Jenseits der Dornen erfolgt ein Vorbau des Gehäuses von ca. 5° bzw. 4 mm bei diesem Individuum, der in einem gezähnten Mündungsrand endet (Taf. 10/6). Aus den Nähten der Dornen gehen Kiele hervor, die in den Zahnzwischenräumen in einem rötlichen Pigmentfleck enden. Bei größeren Dornen, besonders bei Nr. 3, reicht ein Spalt zwischen den Zähnen bis zur Dornbasis, und von innen entsteht eine spitze Vertiefung zum Zentrum des Dorns. Von daher ist der Übergang zur Bildung eines offenen Siphos leicht vorstellbar, wie er bei den Typhinae, einer Subfamilie der Muriciden, verwirklicht ist.

Neben den genannten Skulpturtypen kommen noch feine, schuppenartige Laminae zwischen den Rippen vor (Taf. 10/5). Sie sind wohl unauffällig, aber nicht weniger interessant. Es gibt Dichteunterschiede, die vielleicht auf unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten des Intervarixabschnittes hindeuten. Vor bzw. zwischen der Dornreihe stehen die Schuppen am dichtesten. Ein Gradient der Größenzunahme besteht zudem vom siphonalen zum suturalen Windungsteil. Direkt an der Sutura verlaufen in einer tiefen Rinne Laminae, die im Winkel von 45° an die Vorwindung ansetzen. Die Rinne kommt durch eine hohe Rippe zustande, die keinen Dorn hervorbringt, an deren Ende aber die Laminae sehr dicht und hervorragend stehen

Korrelation von Skulpturparametern

Murex pecten

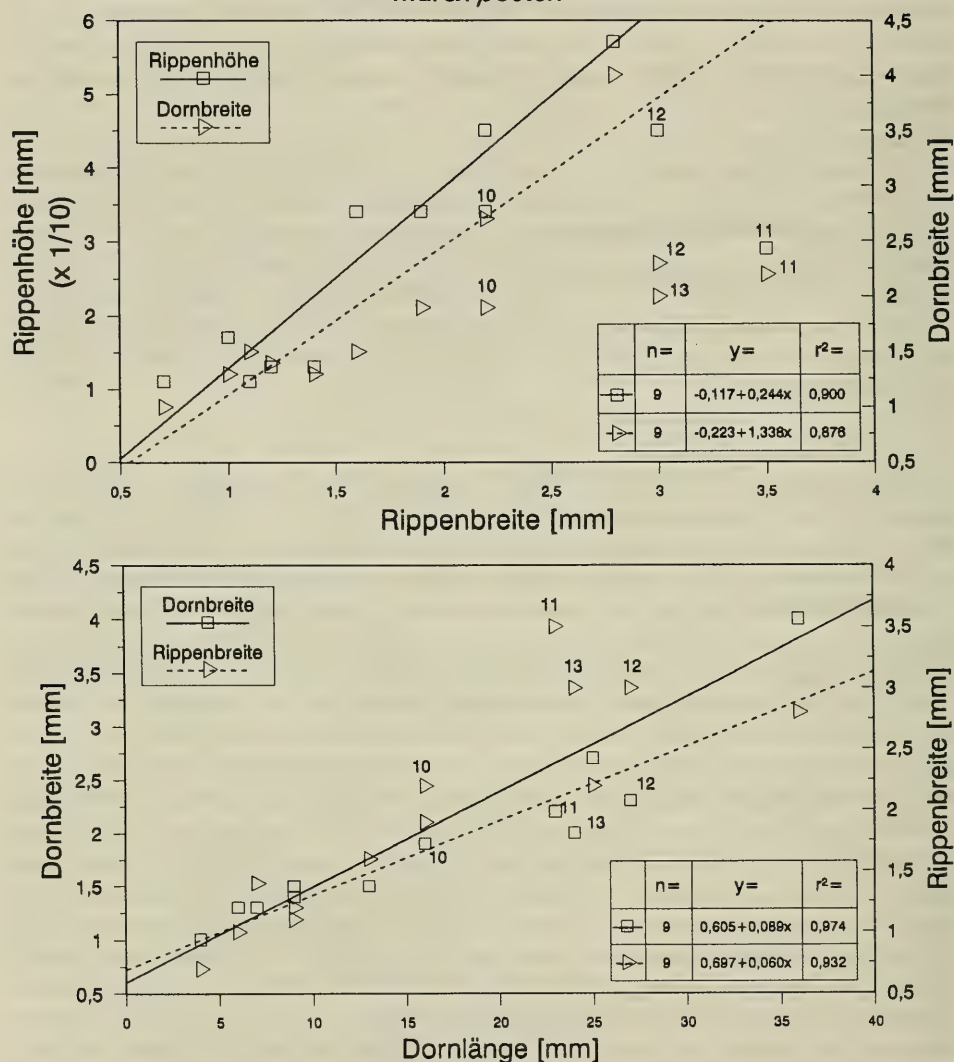


Abb. 35. Vier Parameter der Skulptur sind miteinander korreliert. Zu beachten ist der Geltungsbereich der strengen Korrelation nur für die Skulpturelemente 1–8 (I), während die Abweichung von Nr. 9–13 (II), die dargestellt, aber nicht in die Regressionsrechnung mit aufgenommen wurde, einen anderen Zusammenhang aufzeigt und so die definierten morphologischen Abschnitte I und II auch numerisch charakterisiert.

und Dornbildung andeuten. An dieser Stelle sind Übergänge zwischen Laminae-, Rippen- und Dornbildung zu entdecken (Taf. 10/4). Möglicherweise ist an dieser Stelle der Apertur, an der der Mantelrand des Tieres die Dornreihe 1-a der Vorwinde erreicht und abbauen muß, der Initiationspunkt für die neue Varixbildung,

sozusagen das Startsignal des Konstruktionsprogrammes der Dornbildung mit der Anweisung, „übertriebene“ Rippen zu bauen. Die Rippe Nr. 0 wird umgeschaltet und zeigt Merkmale beider Skulpturtypen.

Korrelation der Skulpturtypen

Wie die logarithmische Spirale für die Symmetrie der Gehäuseform Selbstähnlichkeit bewirkt, so gibt es auch bei der oben beschriebenen Schalskulptur in ontogenetischer Richtung viele Zusammenhänge, die aus Abschnitt I, Nr. 1–8 ersichtlich sind (vgl. Tab. 16):

- Pigmenteinlagerungen am Mündungsrand sind stärker in Position stärkerer Dornen (Taf. 10/7) (bei sehr starken Dornen wird dies von einem anderen Prozeß überlagert, siehe Punkt 2 und 3).
- Einschnürungen zwischen den Mündungsrandzähnen sind tiefer in Position stärkerer Dornen.
- Die stärksten Dornen haben innere Vertiefungen und Pigmenteinlagerung an der Innenwand (verlagerte Pigmente, siehe Punkt 1, und Fortsetzung des Trends von Punkt 2).
- Rippenbreite ist mit Rippenhöhe und Dornbreite korreliert (Abb. 35, oben).
- Dornlänge ist mit Rippenbreite und Dornbreite korreliert (Abb. 35, unten).
- Diese Faktoren sind ontogenetisch mit der Entstehungszeit der Rippen und dem zeitlichen Beginn der Dornbildung verknüpft. In Abb. 34 zeigt die vertikale Anordnung der Skulpturelemente nach Dornlänge und Skulptur-Bildungsbeginn die Korrelationen durch 3 Pfeile.

Peristomatische Differenzierung der Skulpturelemente

Dornen

Die Dornen der letzten Periode (0-a) wurden von der Sutura zur Siphospitze fortlaufend durchnummeriert, um eine Diskussionsgrundlage zu schaffen (siehe Taf. 10/1). Es sind hier 35 Dornen von 154 auf dem ganzen Gehäuse. Ihre Länge reicht von 4 bis 36 mm, der Basisdurchmesser von 0,6 bis 4 mm. Sie tragen, ähnlich dem Siphon, eine offene Naht auf der mündungszugewandten Seite. Die in Abb. 32 definierten Parameter Dornbasisdurchmesser (DB), Dornlänge (DL) und horizontale Dornlänge (DLH) wurden gemessen (Tab. 15). Weiterhin wurde der Abstand der Dornspitze zur Ebene der Auflagefläche (AE) der Schale bei waagrechttem Siphon (11 mm über dem Untergrund) bestimmt, wobei das Gehäuse auf etwa 4 Dornen ($AE = 0$ bei Nr. 17, 22, 24, 28) ruhte (Tab. 15). Mit der Funktion $\arccos(DLH/DH)$ konnte der Neigungswinkel der Dornen zur Mündungsebene bzw. der Ebene der Auflagefläche errechnet werden. Schließlich wurde für die Dornen 1 bis 12 eine Volumenberechnung aus DL und DB unter Annahme einer Kegelform vorgenommen (Tab. 16). Die Dornlänge DL ist in Abb. 36 als Balkendiagramm dargestellt. Für den Abstand der Dornen ist die verwendete Äquidistanz eine gute Annäherung.

Die Maße aufeinanderfolgender Dornen lassen die Definition von drei Abschnitten zu:

- I: Nr. 1–8 große Längendifferenz benachbarter Dornen; relativ dick: $DL/DB = 6,9$.
- II: Nr. 9–14 mit einer kontinuierlichen Zu- und Abnahme der Längen und Breiten.
- III: Nr. 15–35 mit zwei überlagerten Zyklen von Zu- und Abnahme der Längen; relativ dünn: $DL/DB = 13$.

Tab. 15. Skulpturmaße von Dornen eines Gehäuses von *Murex pecten*.

Dorn- Nummer	Dornlänge	Dornbasis- durchmesser	Dornlänge horizontal	Dornlänge vertikal	Neigungs- winkel	Abstand zur Ebene
	DL	DB	DLH	DLV		AE
	[mm]	[mm]	[mm]	[mm]	[°]	[mm]
1	9	1,5	6	6,7	48,2	3,0
2	4	1,0	0	4,0	90,0	5,0
3	36	4,0	35	8,4	13,5	8,0
4	6	1,3	0	6,0	90,0	3,0
5	13	1,5	10	8,3	39,7	3,0
6	16	1,9	14	7,7	29,0	3,0
7	7	1,3	4	5,7	55,2	4,0
8	25	2,7	25	0,0	0,0	2,0
9	9	1,4	7	5,7	38,9	2,0
10	16	1,9	14	7,7	29,0	1,0
11	23	2,2	21	9,4	24,1	0,5
12	27	2,3	25	10,2	22,2	0,5
13	24	2,0	21	11,6	29,0	1,5
14	5	1,0	2	4,6	66,4	0,8
15	35	2,0	33	11,7	19,5	0,5
16	5	0,8	0	5,0	90,0	7,0
17	37	2,0	34	14,6	23,2	0,0
18	9	1,0	-5	7,5	123,7	3,0
19	38	2,0	36	12,2	18,7	2,0
20	15	1,2	-11	10,2	137,2	1,5
21	36	1,9	35	8,4	13,5	15,0
22	17	1,2	-13	11,0	139,9	0,0
23	35	1,9	33	11,7	19,5	1,0
24	16	1,3	-11	11,6	133,4	0,0
25	32	1,8	30	11,1	20,4	2,0
26	15	1,3	-10	11,2	131,8	0,5
27	29	1,8	27	10,6	21,4	3,0
28	13	1,2	-9	9,4	133,8	0,0
29	25	1,7	23	9,8	23,1	3,0
30	12	1,2	-8	8,9	131,8	0,5
31	19	1,6	17	8,5	26,5	3,0
32	10	1,2	-3	9,5	107,5	1,0
33	13	1,5	8	10,2	52,0	3,0
34	4	0,6	-1	3,9	104,5	7,0
35	9	0,9	0	9,0	90,0	4,0
				Mittelwert		2,69
				Standardabw.		2,91
Sipho	68					11

Nicht nur die Dornlängen und -breiten, sondern auch der Neigungswinkel zeigt in Abschnitt I breite Streuung, in II relative Konstanz um 30° und in III zwei sich überlagernde Zyklen gegensätzlicher Richtung. Es gibt zwei Möglichkeiten, diese morphologischen Verhältnisse zu erklären.

Ontogenetisch durchlaufen die Abschnitte I – III der Dornreihe einer Periode ein unterschiedliches Schicksal. Translation des Gewindes führt dazu, daß zwischen Dorn Nr. 8 und 9 die Sutura der folgenden Windung verläuft. Dorn Nr. 9 und folgende werden in Periode 1-a resorbiert und überwachsen (Taf. 10/1). Dorn Nr. 1–7 behindern nicht und bleiben erhalten. Nr. 8 wird bis auf einen Stumpf abgebaut. In Abb. 36 sind diese Abschnitte als permanent (I) und resorptiv (II und III) bezeichnet. Die geringere relative Dicke der Dornen von II und III erleichtert die

Tab. 16. Skulpturmaße der Dornen 1 bis 12 und entsprechende Rippen eines Gehäuses von *Murex pecten*, die ontogenetisch korreliert werden können (vgl. Abb. 34, 35 und 39).

Dorn- Nummer	Dornlänge DL [mm]	Dornbasis- durchm. DB [mm]	Rippen- breite RB [mm]	Rippen- höhe RH [mm]	Dorn- volumen [mm ³]	Rippenabstand Nachfolger A _(n+1) [mm]
1	9	1,5	1,1	0,11	5,30	1,05
2	4	1,0	0,7	0,11	1,05	1,63
3	36	4,0	2,8	0,57	150,80	1,98
4	6	1,3	1,0	0,17	2,65	1,16
5	13	1,5	1,6	0,34	7,66	1,98
6	16	1,9	1,9	0,34	15,12	1,51
7	7	1,3	1,4	0,13	3,10	1,86
8	25	2,7	2,2	0,45	47,71	1,51
9	9	1,4	1,2	0,13	4,62	1,74
10	16	1,9	2,2	0,34	15,12	1,40
11	23	2,2	3,5	0,29	29,14	
12	27	2,3	3,0	0,45	37,39	
Nr. 2–10						
Mittelwert	14,67	1,89	1,67	0,29	27,54	1,64
Standardabw.	9,71	0,88	0,63	0,15	45,64	0,26
Rel.Abweichung	66,2%	46,7%	37,8%	53,2%	165,7%	15,8%

Dornlänge in sukzessiver Reihenfolge

Murex pecten

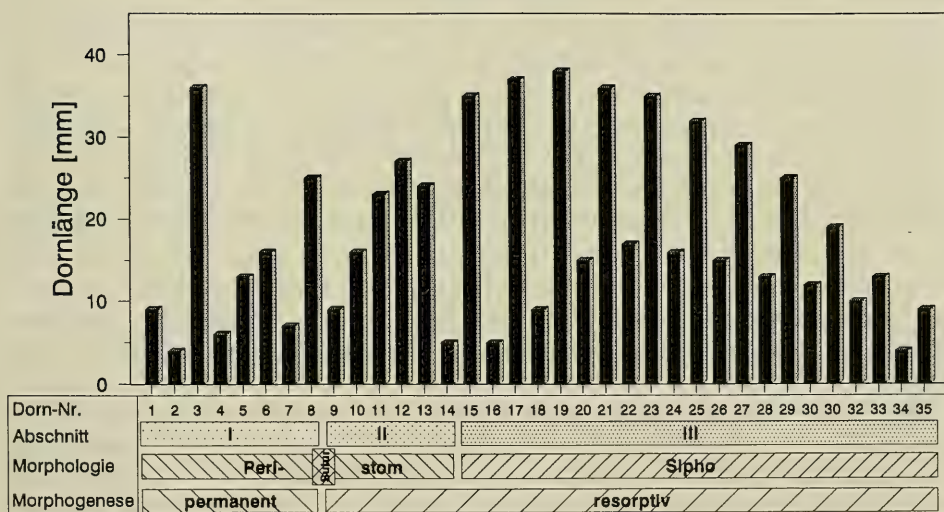


Abb. 36. Schematische Darstellung der Dornlängen der Mündungsebene 0-a. Die Lage der Dornen am Peristom oder Siphon und die Position der Sutur markieren die Grenzen der Skulpturgruppen I, II und III.

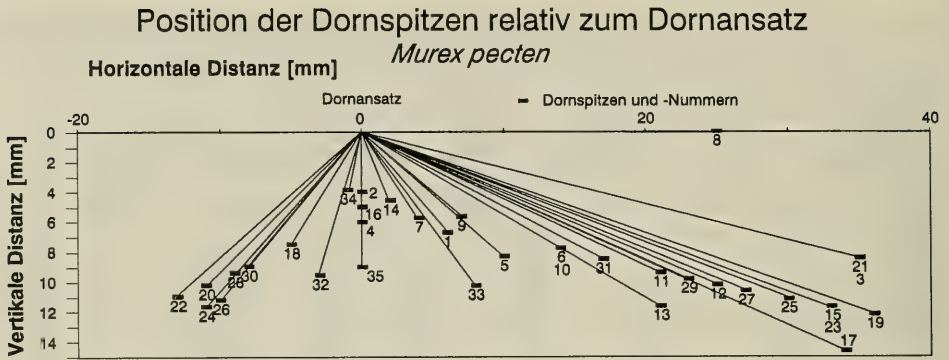


Abb. 37. Winkel der Verbindungslinie von Dornansatz und Dornspitze zur Auflageebene. Der Ansatz aller Dornen wurde in einem Punkt 0 vereinigt. Die Neigung der Dornen bringt die Dornspitzen annähernd in eine Ebene.

nach einer Windung erforderliche Resorption. Die ökonomischen Vorteile des damit verbundenen geringeren Materialaufwandes sind nutzbar, weil leichteres, häufigeres Abbrechen im Falle von Funktionalität hier weniger tragisch ist als in Abschnitt I, da dies schon nach zwei Perioden repariert werden kann. Der Unterschied zwischen II und III ergibt sich daraus, daß III auf dem Siphon und II an der Apertur liegt. Die Mündung muß für das Tier passierbar bleiben, und daher kann dort die Dornrichtung nicht wie bei III über 90° betragen.

Eine weitere Erklärung ist funktional. Dafür ist eine genauere Betrachtung der Dornenwinkel und der Position der Dornenspitzen relativ zum Tier und zum Untergrund notwendig. In Abb. 37 wurde der Ansatz aller 35 Dornen in einem Punkt vereinigt und die Lage der Dornenspitzen nach Art von Vektoren durch Winkel und Dornlänge angegeben. Dabei zeigt sich, daß der Winkel um so näher bei 90° liegt, also in Lebendposition des Tieres senkrecht nach unten, je kürzer der Dorn ist (vgl. auch Taf. 10/6 für Abschnitt I). Das ist die Bedingung dafür, daß die Dornspitzen in einer Ebene zu liegen kommen. Daß dies der Fall ist, zeigt die Perspektive von Taf. 10/2. Hierzu tragen außerdem die umgekehrt orientierten Dornen der zweitletzten Periode 0-c und die Dornen a-3 früherer Windungen bei. Die Dornen der b-Perioden sind senkrecht nach oben gerichtet, sozusagen in Pause-Stellung mit möglicher Abwehrfunktion, bis sie an Stelle von c rücken. Daß derart viele Elemente in ein System integriert sind und daß dieser Stellungs- und vermutliche Funktionswechsel morphogenetisch zu bewältigen ist, bleibt ein Wunder natürlicher Konstruktion.

Die Orientierung der Dornen ergibt eine von den Dornspitzen überdeckte Fläche von ca. 70 cm^2 . Der vertikale Anteil der fast zirkulär angeordneten Dornen ist in Abb. 38 als Panorama aus der Sicht der Schnecke dargestellt. In Bildmitte liegt die Blickrichtung zum Siphon. Die seitlichen Ränder der Abbildung sind in einem Zylinder verbunden zu denken, wodurch Weichkörper und Gehäuse im Blickfeld hinten erscheinen. Die vom Gehäuse und vor allem vom Siphon ausgehenden Dornen der Perioden 0-a und 0-c bilden gleichsam ein mobiles Gefängnis, dessen „Fundament“ sich mit $3,0 \pm 2,53 \text{ mm}$ Abstand dem Untergrund anpassen läßt.

Für den äußeren Betrachter ergibt sich vom Niveau einer möglichen Beute der Anblick von Taf. 10/2. Der maximale Abstand zweier Dornen dieses Käfigs beträgt

Dornabstand zur Ebene - 360°-Panorama *Murex pecten*

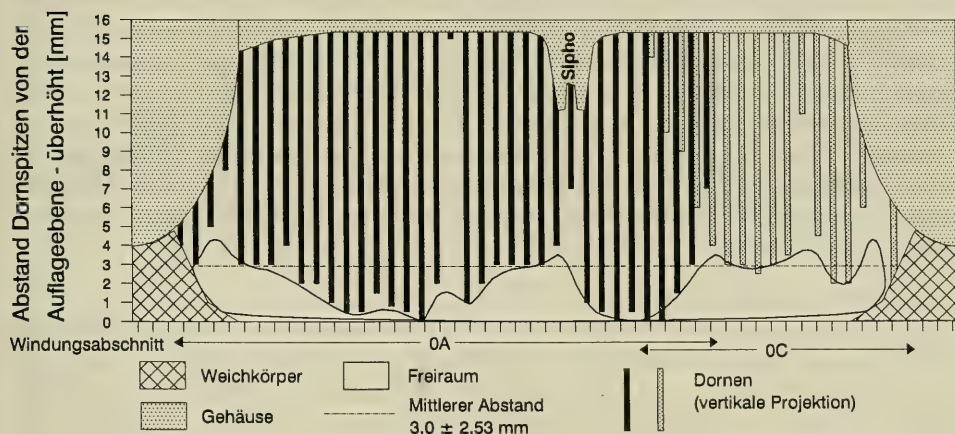


Abb. 38. Idealisierte Dornanordnung mit Perspektive aus der Sicht der Schnecke. Der reale Abstand der Dornspitzen zur Auflageebene (AE) ist mit $3,0 \pm 2,53$ mm sehr gering und führt zu einer Art Käfigbildung.

ca. 5 mm und ist damit von ähnlicher Größenordnung wie die Toleranz der „Fundamentlinie“. Eine Kugel mit mehr als 5 mm Durchmesser könnte also von *Murex pecten* unter dem Gehäuse „gefangen“ gehalten werden. Damit hätte die außergewöhnliche Gehäuseform eine mögliche Funktion beim Beuteerwerb. Zu diesem Ergebnis kommt auch eine entsprechende Untersuchung von PAUL (1981). Die in der Literatur genannte Ausleger-Funktion von Skulpturen gegen Einsinken in Weichsubstrat ist weniger plausibel. Um diesen Zweck zu erfüllen, dürften die Dornen nicht spitz sein, sondern müssten breit auslaufen, oder die Spitzen sollten zumindest nicht, wie Taf. 10/2 zeigt, senkrecht nach unten zeigen, was das Einsinken sogar fördert. Diese Spitzenorientierung ist hingegen für die Käfigfunktion sinnvoll. Ein Studium des lebenden Tieres wäre reizvoll und zur Prüfung dieser Hypothese notwendig.

Rippen und Knackzahn

Da Rippen und Dornen in Abschnitt I in ihrer Lage und Größe korreliert sind (Abb. 35), erübrigt sich eine ausführliche Beschreibung der peristomatischen Variation der Rippenbildung. Allerdings gibt es eine besondere Situation im Abschnitt II (9–14). Bereits Abb. 35 zeigte, daß die Dornen und Rippen Nr. 10–12 in II andere Größenverhältnisse aufweisen als diejenigen in Abschnitt I. Auch die Rippenabstände von Nr. 10, 11 und 12 sind viel größer als in I (Tab. 16). Bei genauerer Betrachtung zeigen sich zwischen den Rippen 10 bis 15 schwächere Zwischenrippen, von denen keine in Dornbildung übergeht. Diese Rippen sind mit der an der Dornbildung orientierten Nomenklatur also nicht definiert und sollen hier der Nummer des Skulpturelements beigeordnet werden, dem sie, ebenfalls von der Sutur aus gezählt, nachfolgen. So gibt es nach den Rippen 10 bis 15 jeweils eine oder zwei, insgesamt 8 Zwischenrippen. Die stärksten, gemessen an ihrer Höhe von 0,11 und 0,2 mm liegen zwischen Nr. 11 und 12 (daher Bezeichnung mit Nr. 11.1 und 11.2). Da

ihre Höhe diejenige der dornbildenden Rippen 1, 2, 4, 7 und 9 in Abschnitt I übersteigt, kann durch Größenkorrelation das Ausbleiben der Dornen nicht erklärt werden. Auffällig ist jedoch ein besonders breiter und hoher Zahn am Mündungsrand zwischen Dorn Nr. 11 und 12 (Taf. 10/6). Dieses Merkmal wird als *Ceratus* bezeichnet und dient bei manchen Spezies als Klemmkeil, auch „Knackzahn“ genannt, beim Öffnen von Schalen der Beute. Seine Ausbildung ist auch von systematischem Wert (RADWIN & D'ATTILIO 1976). Er könnte nach Reduktion der Dornen 11.1 und 11.2 aus der Verschmelzung der Marginalzähne hervorgegangen sein. Seine peristomale Position liegt bei den stärksten Zwischenrippen und im breitesten Dornabstand, wodurch hier eine günstige Ausgangslage für zusätzliche Schalenbildungen besteht.

Konstanz und Antikorrelation

Bei der Definition der Abschnitte I bis III des peristomalen Skulpturvergleiches wurde bereits bemerkt, daß die Variation benachbarter Skulpturelemente in I sehr groß, in II sehr klein und in III alternierend ist. Auch für die anscheinend willkürlichen peristomalen Größenverhältnisse in I folgt nun eine quantitative Betrachtung. In Tab. 16 sowie in Abb. 39 (unten rechts) sind die relativen Standardabweichungen verschiedener Skulpturparameter aufgeführt. Für Dorn- und Rippenmaße bewegt sich dieser Wert zwischen 38 und 66 %. Der Abstand der Skulptur, gemessen als Distanz eines Rippenkulminationspunktes zu dem des nachfolgenden Nachbarn (siehe Abb. 32: $A_{(n+1)}$) und daher nicht identisch mit der Rippenbreite, ist mit 15,8 % relativer Abweichung dazu als gering variierend zu betrachten oder gar im Rahmen der Meßgenauigkeit als konstant. Diese Konstante gilt ebenso für die Abschnitte II und III.

Doch auch für die variierenden Verhältnisse in Abschnitt I läßt sich eine Regel finden. Bildet man bei jedem Skulpturelement die Summe der entsprechenden Parameter beider benachbarter Rippen oder Dornen und korreliert sie mit dem jeweiligen Skulpturwert, so ergibt sich eine Antikorrelation (Abb. 39). Mit anderen Worten: je kürzer ein Dorn ist, um so länger sind seine beiden Nachbarn und je höher eine Rippe, um so niedriger ihre Nachbarn usw. Für eine konstante (II) und eine alternierende (III) Reihe gilt diese Regel trivialerweise ebenfalls. Für Abschnitt I ist dies jedoch nicht offensichtlich. Eine Verknüpfung besteht nicht nur zu den direkten Nachbarn, sondern die negative Korrelation ergibt sich ebenso bei der Summierung der 1. und 2. beidseitigen Nachbarn. Betrachtet man die Volumina der Dornen, fällt diese Potenzfunktion mit negativem Exponenten am deutlichsten aus (Abb. 39, unten links).

Die gefundene Gesetzmäßigkeit ist durch laterale Inhibition erklärbar. Sie könnte ihre physiologische Ursache in der Organisation von Stoffwechsel- und Versorgungsprozessen der skulpturbildenden Weichkörperentakel haben, deren Kapazitäten räumlich begrenzt sind (siehe Kap. 4.1). Der Musterbildungsprozeß wird wohl zusätzlich von einem linearen Koeffizienten entlang des Mantelrandes überlagert, weshalb kein spiegelsymmetrisches Muster entsteht. Die Stärke der Skulpturen erklärt sich aus ihrer Ontogenie. Eine interkalare Einschaltung neuer Skulpturelemente kann dort geschehen, wo durch zentrische Streckung des Mantelrandes während des Wachstums des Tieres die Skulpturabstandskonstante über einen Schwellenwert gelangt und damit die laterale Hemmung nachläßt. Das Neue fängt klein an.

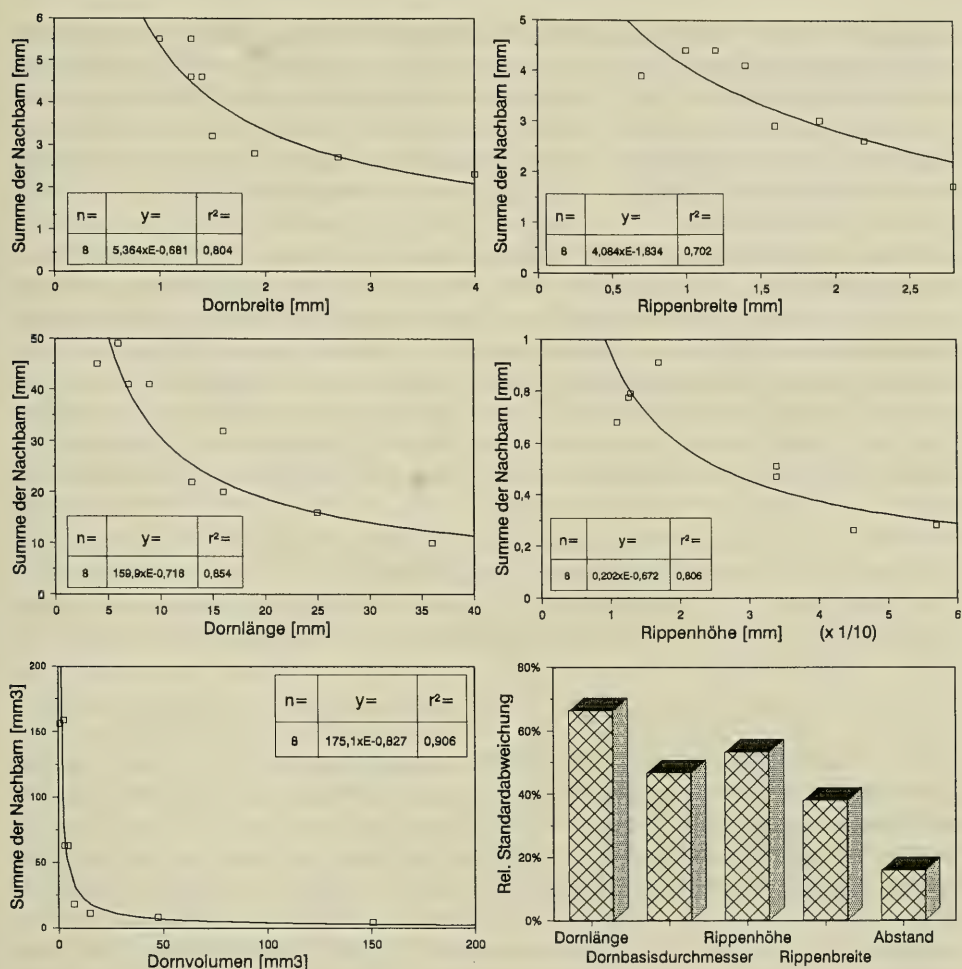


Abb. 39. Laterale Inhibition von Skulpturelementen drückt sich aus in einer Potenzfunktion mit negativem Exponenten. Große Elemente haben kleine Nachbarn und umgekehrt. Von allen gemessenen Parametern zeigt der Rippenabstand die geringste relative Standardabweichung (unten rechts).

Ein hierarchisches Modell der Musterbildung

Aus einem anfänglichen Skulpturmuster mit Gleichverteilung gleich großer Elemente entsteht so eine hierarchische Differenzierung. Nach der 3. Generation von Elementen werden die lateralen Beziehungen inäquivalent und das Muster immer komplexer. Eine fast ideale Ansicht des entstehenden Musters zeigt ein Individuum von *Murex pecten* in der Dornlänge in Taf. 10/7. Die Gründe für die hierarchische Differenzierung gerade in Abschnitt I liegen wahrscheinlich in der Freiheit von äußeren, konstruktionsbedingten und funktionalen Zwängen dieser Gehäuseregion. Sie entsteht als Folge ökonomisch optimierten Wachstums.

In den bisher aufgestellten Simulationsmodellen für Ornamentbildung bei Mollusken wurden nicht Skulptur- sondern vorwiegend Pigmentmuster behandelt (z. B.

MEINHARD 1984), für die andere morphogenetische Gesetze gelten mögen als für voluminöse Skulpturen. Jedenfalls wird dort keine hierarchische Differenzierung beschrieben oder erklärt. Die Universalität dieses Prinzips für die Klasse der Gastropoden wurde bereits in Kap. 4.1, Abb. 15 angedeutet. Auch bei Bivalviern ist hierarchische Skulptur bekannt (SEILACHER, pers. Mitt.). Es besteht theoretisch die Möglichkeit, dieses Konstruktionsprinzip auf alle Organismen mit marginalem Schalenwachstum anzuwenden.

ERNST HAECKEL hat in seinen „Kunstformen der Natur“ (1904) auch *Murex pecten* gezeichnet. Seine Auswahl unter dem Aspekt der Schönheit der Formen orientiert sich bei manchen Darstellungen stark an der Wahrnehmung von Symmetriebeziehungen, bis hin zur künstlerischen Einzwängung in symmetrische Verhältnisse. Symmetrien entstehen durch Korrelation von morphologischen Größen. Von solchen Größenabhängigkeiten sind hier bei *Murex pecten* sehr viele gezeigt worden. Eine der komplexesten Symmetriefformen ist die hierarchische Differenzierung durch laterale Inhibition. Sie bringt ein selbstähnliches Muster „mit kleinen Fehlern“ hervor. Gerade die Symmetriebrechungen sind es, die auch in der Kunst eine große Rolle spielen. Wie weit hierarchische Musterbildung ihre künstlerische Anwendung findet, z. B. in einer gotischen Bogenkonstruktion (Abb. 15), und in welchem Maße dies mit organischen Prinzipien und deren Flexibilität vergleichbar ist, sind Fragen zur interdisziplinären Erforschung hierarchischer Konstruktionen und sollen zu deren Anregung dienen.

4.4.1.6. Ansätze von limnischer Skulpturbildung

Bei den bisher beschriebenen Skulpturen von Arten und ganzen Faunen war die Konstanz dieser Merkmale vorausgesetzt worden. Bei Gastropoden aus Langzeitseen wurden jedoch auch intraspezifische Variationen festgestellt, die dank der meist extremen Skulpturausbildungen leicht erkennbar sind. Nachdem in drei vorhergehenden Kapiteln Spezies verschiedener Herkunft mit einfachsten bis sehr komplexen Skulpturen beschrieben worden sind, sollen nun anhand einiger ausgewählter Arten und Beispiele aus der ubiquitären Limnofauna, in der Skulpturbildung nicht oder kaum vorhanden ist, der Ansatz von Skulpturbildung und deren intraspezifische Variabilität aufgezeigt werden (vgl. auch Tab. 10).

Potamopyrgus jenkinsi wurde in Europa erstmals 1883 in der Themsemündung entdeckt und breitet sich bis heute in Europa aus. In seiner australischen Heimat gibt es *Potamopyrgus*-Arten, die konstant einen Periostracalkiel oder eine Haarreihe tragen. In Mitteleuropa bildet *Potamopyrgus* in bestimmten Populationen Skulpturen aus (Taf. 1/4). Hierzu gibt es eine umfangreiche Literatur, die im Zusammenhang mit der experimentellen Untersuchung in Kap. 4.4.2.3 erwähnt werden wird. Aus eigener Sammlung konnte aus dem Bodensee unter 300 Individuen der Art ein Exemplar mit longitudinaler Periostracalleiste gefunden werden.

Melanoides tuberculata ist ebenfalls keine heimische Art und wird hier als Beispiel der in der Regel stark skulpturierten tropischen Familie der Melaniiden herangezogen. *Melanoides tuberculata* ist bei uns als Aquarienbewohner oder in Thermen, wie z. B. in Villach/Kärnten zu finden. Ihre Skulptur ist meist longitudinal und kommarginal in Leisten und Rippen der Schale ausgebildet. Leisten können jedoch gegenüber Rippen dominieren und umgekehrt (Taf. 1/7 und 1/8).

Bithynia tentaculata besitzt in der Regel eine glatte Schalenoberfläche. Selten sind feine Periostracalleisten zu finden (Taf. 2/1). Es erscheinen dann mindestens

zwei Größenklassen mit Hauptleisten und kleineren, zahlreicheren Zwischenleisten. Die Skulpturbildung kann auch die Schale erfassen (Taf. 2/2). Bei anderen Bithyniiden, z. B. *Gabbiella spiralis* aus Zaire (BROWN 1980) oder *Parafossarulus* aus Ostasien (YEN 1939) ist diese Skulptur ein konstantes Merkmal.

Valvata piscinalis – Die Schale dieser Art hat normalerweise keine Skulptur, höchstens sehr feine Wachstumsstreifen (Taf. 2/5). Bei zwei Populationen konnten Ansätze von Skulpturbildung beobachtet werden.

a) Wörthersee: Die Schalen zeigen deutliche feine Rippen (Taf. 2/7). Bei stärkerer Vergrößerung (Taf. 2/8) sind diese als Erhebungen des Periostracums zu erkennen. Eine noch feinere longitudinale Streifung ist ebenfalls vorhanden.

b) Alpsee: Die Schale besitzt ca. 8 longitudinale Leisten (Taf. 3/1). Es handelt sich um streifenartige, geringe Schalenverdickungen, die eine polygonale Apertur-Außenlinie entstehen lassen. Diese Population lebt im Alpsee isoliert in 8–14 m Tiefe, besitzt ein relativ niedriges Gewinde und eine sehr dünne Schale. Zur Ökologie und Genetik wurden in Kap. 4.2.1.2. und 4.2.3. bereits Untersuchungen dargestellt.

Über potentielle Skulpturbildung bei *Valvata piscinalis* berichtet HAAS (1938). Er fand sie bei Individuen des Vierwaldstätter Sees und des Neuchâtelers Sees, bei anderen Alpenseen nur ausnahmsweise, in norddeutschen Gewässern überhaupt nicht und nie in Fließgewässern. Sowohl kommarginale wie longitudinale Skulptur war (gleichzeitig) vorhanden, die Rippen eher auf den inneren Windungen, die Längsleisten besonders auf der letzten. *Valvata aliena* und *Valvata sibirica* tragen konstante kommarginale Skulptur (ZHADIN 1952: 163). Im Baikalsee besitzt *Valvata piligera* eine deutliche Längsskulptur der Schale ohne periostracale Rippen etc. Dies ist eine verstärkte, aber ähnliche Ausprägung zur *Valvata piscinalis* des Alpsees. Im Ohridsee trägt *Valvata stenotrema* eine ähnliche Skulptur wie *Valvata piscinalis* aus dem Wörthersee. Die Ontogenie der Rippenbildung der juvenilen Schale zeigt Taf. 3/2. Bei *Valvata hirsutecostata* ist die Kommarginalskulptur extrem verstärkt (Taf. 3/5–8), bei *Valvata relictata* die longitudinale (Taf. 3/3).

Bei *Valvata* scheint also Skulptur beider Richtungen potentiell vorhanden zu sein, was im Protoconch und unter besonderen Umständen, wie oben ausgeführt, bei *Valvata piscinalis* im Teleoconch zur Verstärkung gelangt. In Langzeitseen ist eine der Skulpturrichtungen dominant ausgeprägt.

Planorbarius corneus – Während der Protoconch longitudinale Grubenreihen besitzt und der Teleoconch skulpturlos ist, ist das Juvenilgehäuse von dichten Periostracalleisten bedeckt (Taf. 4/1). Eine Variation in Form von zusätzlichen Haarreihen, also eine zweite Kategorie von Skulptur, zeigt *Planorbarius corneus* aus Ungarn (Taf. 4/2).

Gyraulus

Gyraulus (Armiger) crista trägt meist hohe Kommarginalrippen (Taf. 4/7, 5/1), die jedoch auch bis auf eine feine Kommarginalstreifung reduziert sein können (Taf. 5/2). Die Rippenbildung kann auch auf die Schale übergreifen und somit fossilisierbar sein (z. B. in YEN 1946). Eine detaillierte Untersuchung der Art bleibt Kap. 4.4.2.2. vorbehalten.

Gyraulus acronicus besitzt wie *Gyraulus albus*, nur meist schwächer ausgeprägt, eine Periostracalskulptur beider Richtungen. Zusätzlich kann er einen hohen peripheren Kiel ausbilden (Taf. 6/3).

Gyraulus albus zeigt meist ein feines, deutliches Gitterrelief (Taf. 5/7). Die Knotenpunkte der Skulpturlinien können zu Haaren oder triangulären Laminae verstärkt werden (Taf. 5/8).

Mit der Variabilität der Schalenformen und Skulpturen von *Gyraulus* befaßt sich ausführlich GEYER (1918). So gibt es in bewegtem Wasser Abweichungen von der Symmetrieebene sowie eine raschere Expansion der Windungen, verringerte Gesamtgröße und eine abgeschwächte Skulptur gegenüber Teichformen. Eine Verflachung bis seichte Eintiefung der Oberseite kann erfolgen. (Dies entspricht der fundamentalen Umgestaltung in der Steinheimer Reihe von *Gyraulus steinheimensis* zu *Gyraulus tenuis*.) *Gyraulus albus* wird als morphologisch und ökologisch sehr flexibel angesehen.

Die Teleoconch-Skulptur von limnischen Gastropoden bietet also auf den zweiten Blick ein breites Formenspektrum und eine günstige Basis für empirische Forschung. Skulptur „in statu nascendi“ ist leicht zu erkennen, einfach zu beschreiben und hält dabei den Blick frei für das Wesentliche. Es gibt dabei nur graduelle, aber keine prinzipiellen Unterschiede zu komplexen Schalen aus Langzeitseen oder dem Meer. Daher sind Gehäuse mit Ansatz zur Skulpturbildung auch der geeignete Ansatz dafür, den Ursachenzusammenhang aufzuklären.

4.4.1.7. Evolution der Teleoconch-Skulptur bei *Gyraulus* „multiformis“

Durch REM-Aufnahmen verschiedener Arten von *Gyraulus* „multiformis“ aus Steinheim und vergleichende Studien an Rezentmaterial von *Gyraulus* wird es möglich, dessen Schalenskulptur neu zu bewerten, siehe hierzu die Tafeln 7 bis 9. Abbildung 40 (HILGENDORF 1879) informiert über Schalendicke, Skulptur- und Formmerkmale in Querschliffen, sowie über die phylogenetischen Zusammenhänge.

Gyraulus kleini (Taf. 7/3+4). – Skulpturlose Schale mit gerundetem Windungsquerschnitt, relativ dünnchalig (Abb. 28); Protoconch-Skulptur als regelmäßige Longitudinalleisten, die in das Juvenilstadium ausstrahlen (Taf. 7/4); vergleichbar sind *Gyraulus laevis* oder *Gyraulus parvus* (Taf. 6/1).

Aufspaltung in eine „Nebenreihe“ (Schalenverkleinerung, ohne auffallende Schalenverdickung, Individuen nicht häufig) und eine „Hauptreihe“, beginnend mit *Gyraulus steinheimensis* (vgl. Abb. 1).

Hauptreihe

Gyraulus steinheimensis – Form und Skulptur wie *Gyraulus kleini*, jedoch größer und dickschaliger (Abb. 28); vergleichbar ist mit Einschränkungen *Gyraulus acronicus*.

Gyraulus tenuis (Taf. 7/5 + 7). – Beginnende Abflachung der Windungen mit quasi tetragonalem Querschnitt; beginnende Wulstbildung an der Suture (Abb. 40); Skulptur erster Ordnung: Kommarginale Skulpturrhythmik der Schale und etwa gleich intensiv überlagerte Longitudinalstreifung (Taf. 7/5); Skulptur zweiter Ordnung: Abflachung geht in Einsenkung der Gehäuseoberseite über (Taf. 7/7); vergleichbar ist *Gyraulus albus* (Taf. 5/5), der im Extrem die Querschnittsform in gleicher Weise ändern kann (vgl. Kap. 4.5.2).

Gyraulus sulcatus (Taf. 7/8). – Weitere Vergrößerung der Schale; weitere Einsenkung der Oberseite; tetragonaler Innenquerschnitt; starke, vierfache Wulstbildung; Longitudinalskulptur auf der abgeflachten Außenseite besonders stark;

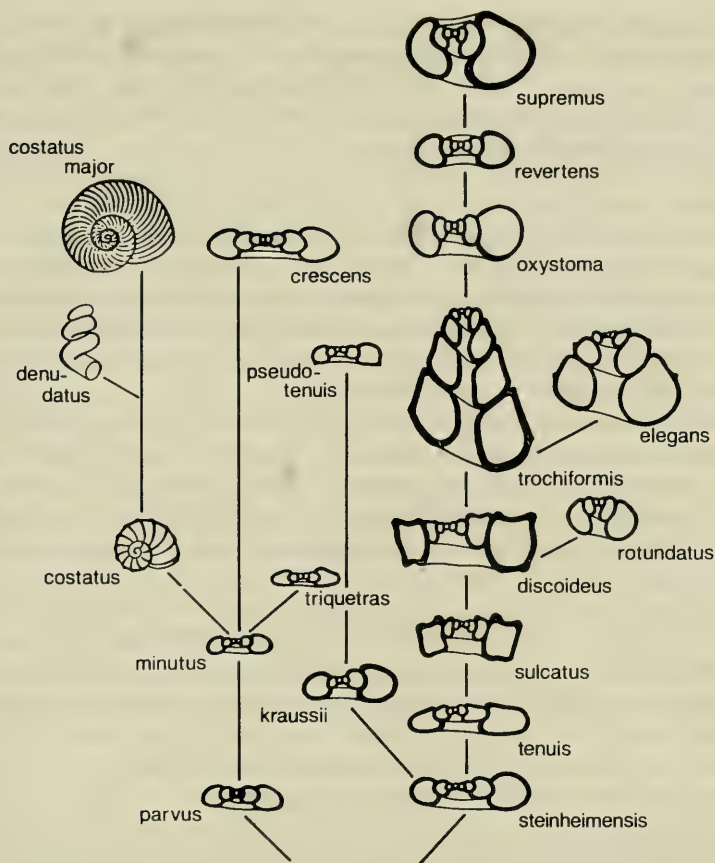


Abb. 40. Stammbaum von *Gyraulus „multiformis“* nach HILGENDORF (1879). Diese Darstellung ist bei Planorbiden mit tiefem Umbilicus sehr informativ und zeigt sowohl Schalendicke als auch Skulptur- und Formparameter im phylogenetischen Zusammenhang.

beginnende Asymmetrie beziehungsweise Translation des Gewindes, vgl. *Gyraulus trapezoides* (Taf. 6/7).

Gyraulus trochiformis. — Weitere Erhöhung der Gewindetranslation bei konservativ planispiralem Protoconch; Wülste werden im Gewinde integriert („Kompaktbauweise“); ehemalige Oberseite wird „außen“, Unterseite wird „innen“, jedoch ohne Spindelbildung; oberer Suturwulst sinusartig; Skulptur erster Ordnung fein und gleichmäßig ausgebildet (Taf. 8/3); In dieser Aufnahme sind an den Knotenpunkten der Skulpturlinien Löcher zu erkennen, die von abgebrochenen Haaren stammen (vgl. Viviparidae in ANNANDALE 1924). *Gyraulus „multiformis“* entwickelte also auch Periostracal- und Schalenhaare wie *Gyraulus* im Ohridsee (vgl. *Gyraulus lychnidicus*, Taf. 6/8).

Gyraulus oxystoma. — Klein und relativ dünnshalig (Abb. 40); feine Kom-marginalskulptur, vergleichbar mit *Gyraulus revertens* oder *Gyraulus crescens*.

Gyraulus revertens (Taf. 8/5). — Normalform von *Gyraulus*, ähnlich der Stammform *Gyraulus kleini* (daher der Artname), jedoch durch stärkere, gleich-

mäßige Kommarginalskulptur von *Gyraulus kleini* unterschieden. Daher ist eine Deutung dieser Spezies als wiedereingewanderter *Gyraulus kleini* nicht haltbar.

Gyraulus supremus. – Ähnliche Abwandlung wie bei *Gyraulus steinheimensis* zu *Gyraulus tenuis*/*Gyraulus sulcatus*. Wulst- und Kantenbildung weniger ausgeprägt; Feinskulptur nicht untersucht.

Nebenreihe

Gyraulus crescens. – Keine auffälligen Skulpturen.

Gyraulus costatus (Taf. 9/1). – Sehr klein, Kommarginalskulptur sehr stark entwickelt, hohe Schalenrippen, gewindeumgreifend, daher Ablösung von der Vorwindung; vergleichbar: *Gyraulus (Armiger) crista* (Taf. 4/7). Daraus entwickelte sich *Gyraulus costatus major* (Taf. 9/3) mit engerer und schwächerer Kommarginalskulptur und geschlossenem Gewinde, sowie

Gyraulus denudatus (Taf. 9/5–8) unter Entrollung des Gewindes (Skalaride) bis zu einer im Raum freien, evoluten Spirale (Taf. 9/8). Mit dem Grad der Skalaridität werden Rippen schwächer und weiter im Abstand bis zur völligen Skulpturlosigkeit (vgl. Skalaride von *Gyraulus (Armiger) crista*, Taf. 5/2, mit gleicher Tendenz).

Bis auf die enorme Verdickung der Schale gibt es bei der Radiation von *Gyraulus „multiformis“* keine Schalenformtypen, die nicht auch bei verschiedenen rezenten Arten von *Gyraulus* vorkommen. Allerdings sind skalaride Formen wie *Gyraulus denudatus* von heutigen Planorbiden nur als spontane Mißbildungen und nicht als konstante Art bekannt. Auch *Gyraulus trochiformis* wäre ein unvergleichlicher *Gyraulus*, zumal unter Berücksichtigung seiner Protoconchmerkmale (Kap. 4.3.4.).

4.4.2. Ökologisch-empirische Analyse

4.4.2.1. Einleitung

Nach der morphologischen Beschreibung von Skulpturen ausgewählter Faunen und Spezies soll nun die intraspezifische Variabilität des Phänotyps zwischen Genotyp und Umwelt empirisch untersucht werden, um damit auf die Kausalanalyse, das „weshalb“ und „wozu“ von Skulpturbildung überzuleiten. Dabei ist ein weiter methodologischer Rahmen gegeben, der von der Beschreibung der Schalenvariabilität natürlicher fossiler (BÜTTNER 1982; WILLMANN 1981; SCHÜTT & KAVUSAN 1984; LINDENBERG & MENSINK 1979) und rezenter Populationen ausgeht (JOHNSTON & COHEN 1987; WOODRUFF 1978; WINSLOW 1926), Allozymvariation berücksichtigt und über Korrelation mit Umweltfaktoren (RENSCH 1932; JONES 1973; STARMÜHLNER 1984; STEUSLOFF 1939; STRAUCH 1972; WARWICK 1944) bis zum experimentellen Variieren dieser Faktoren (NEUMANN 1962; BECKER 1949) und zu Züchtungsexperimenten führt (DAVIS & RUFF 1973; PALMER 1984; ROBSON 1926; BOETTGER 1949 a; BOYCOTT 1929).

Während die Beschreibung natürlicher Variabilität – meist nur beiläufig aus taxonomischer Sicht vorgenommen – lediglich Hinweise auf die Existenz von Polymorphismus bringt, liefert die Korrelation mit Umweltfaktoren bereits Indizien für modifikatorische Einflüsse und selektive Wirkungen. Erst das kontrollierte Experiment jedoch ermöglicht die Eingrenzung und Bewertung dieser modifikatorischen Umwelteinflüsse. RENSCH (1929: 161) konnte zeigen, „daß sich ganz allgemein viele erbliche Merkmale unter denselben Milieufaktoren vorfinden, unter denen phänotypisch gleiche, nicht erbliche Merkmale im Experiment erzeugt werden können“. Ohne den lamarckistischen Unterton dieser Aussage bewerten zu wollen, ist dies der

geeignete Ansatz, um aus empirischen, züchterischen Untersuchungen zur Modifikation von Schalenskulptur auch Aussagen über evolutive Prozesse in der Natur treffen zu können, die nicht im Labor simulierbar sind.

Mit dem Ziel, die Schalenskulptur bei Zuchttieren experimentell modifikativ zu verändern, galt es zunächst, zur Laborkultur geeignete Spezies zu finden und eine Auswahl von zu untersuchenden Umweltparametern zu treffen. Zur Züchtung kommen – wie aus den morphologisch-deskriptiven Skulpturuntersuchungen des vorigen Kapitels hervorgeht – solche Arten in Frage, welche wenigstens ansatzweise Teleoconch-Skulptur zeigen oder stark variieren. Die geeigneten Umweltparameter gehen aus der Literatur zur Umweltkorrelation von Skulpturbildung hervor, soweit sie mit labortechnischen Möglichkeiten simulierbar sind. Variiert wurden die Konzentration und die Zusammensetzung der Ionen des Wassers sowie die Wassertemperatur. Pflegeansprüche, Körpergröße, Wuchsdauer, Verfügbarkeit, Nahrung usw. spielten bei der Auswahl eine sekundäre, aber nicht unerhebliche Rolle.

Bei der Planung eines Experiments ist die vorausgehende Formulierung einer Hypothese von größter Wichtigkeit. In diesem Fall konnte die vermutete Salinitätsabhängigkeit der Skulpturbildung nicht bestätigt werden. Trotzdem wurden die Daten im Lichte einer anderen Erklärung nachträglich interpretierbar.

4.4.2.2. Ökologie und Variabilität bei *Gyraulus (Armiger) crista*

Die Spezies *Gyraulus (Armiger) crista* zeigt ausgeprägte natürliche Variabilität in Skulptur und Gewindehöhe (STEUSLOFF 1939; YEN 1946). Die letzte Windung des Adulttieres ist meist evolut und mehr oder weniger aus der Ebene deflektiert. Im Extremfall sind auch frühere Windungen betroffen, was zu einer konischen Gewindeform führt (Taf. 5/2). Die Skulptur besteht aus kommarginalen Periostracalrippen (Taf. 4/7; 5/1). Die Varianzbreite zwischen fast glatten und hoch gerippten Formen hat zur Benennung von Varietäten (*Armiger c. nautilus*, *Armiger c. cristatus* und *Armiger c. spinulosus*) geführt, die aber nicht den taxonomischen Wert von Unterarten besitzen. Über die Aut- und Demökologie der weitverbreiteten, aber mit weniger als 3 mm Durchmesser sehr kleinen und dadurch wenig auffälligen Art war bis vor kurzem wenig bekannt. Auch neuere Arbeiten, die den Lebenszyklus aufklärten (RICHARDOT-COULET & ALFARO-TEJERA 1985; JANZ 1988), erwähnen die Skulpturierung nur am Rande.

Für eine ökologische Untersuchung der Gehäuse stand Rezentmaterial aus drei stehenden Gewässern der Umgebung Tübingens zur Verfügung (Hirschau, Wendelsheim und Tümpel D von JANZ 1988):

Hirschau: Zur Fischzucht genutzter ehemaliger Kiesbaggersee in der Flußbaue des Neckartales; Größe 4300 m²; Tiere an im Wasser liegenden Ästen sitzend.

Wendelsheim: Tümpel in einem ehemaligen Schilfsandstein-Bruch; Fläche 20 m², maximal 70 cm tief; heller Standort mit geringem Laubeintrag; Sandsteinblöcke am Grund; Tiere an diesen Steinen sitzend.

Tümpel D: Quellsumpf im Wald (Kirnbachtal, Schönbuch); Fläche über 60 m²; Tiefe ca. 10 cm; Bodengrund aus 50 cm dicker Schicht mit altem Blattmaterial, hauptsächlich Rotbuche (*Fagus sylvatica*); Tiere an Buchenlaub sitzend.

Zeitliche Variabilität

Aus Tümpel D stand mir dankenswerter Weise aus der Dissertation von Herrn Dr. HORST JANZ, Tübingen, Alkoholmaterial aus einer monatlichen Probenent-

Jahreszeitliche Entwicklung der Population *Armiger crista*

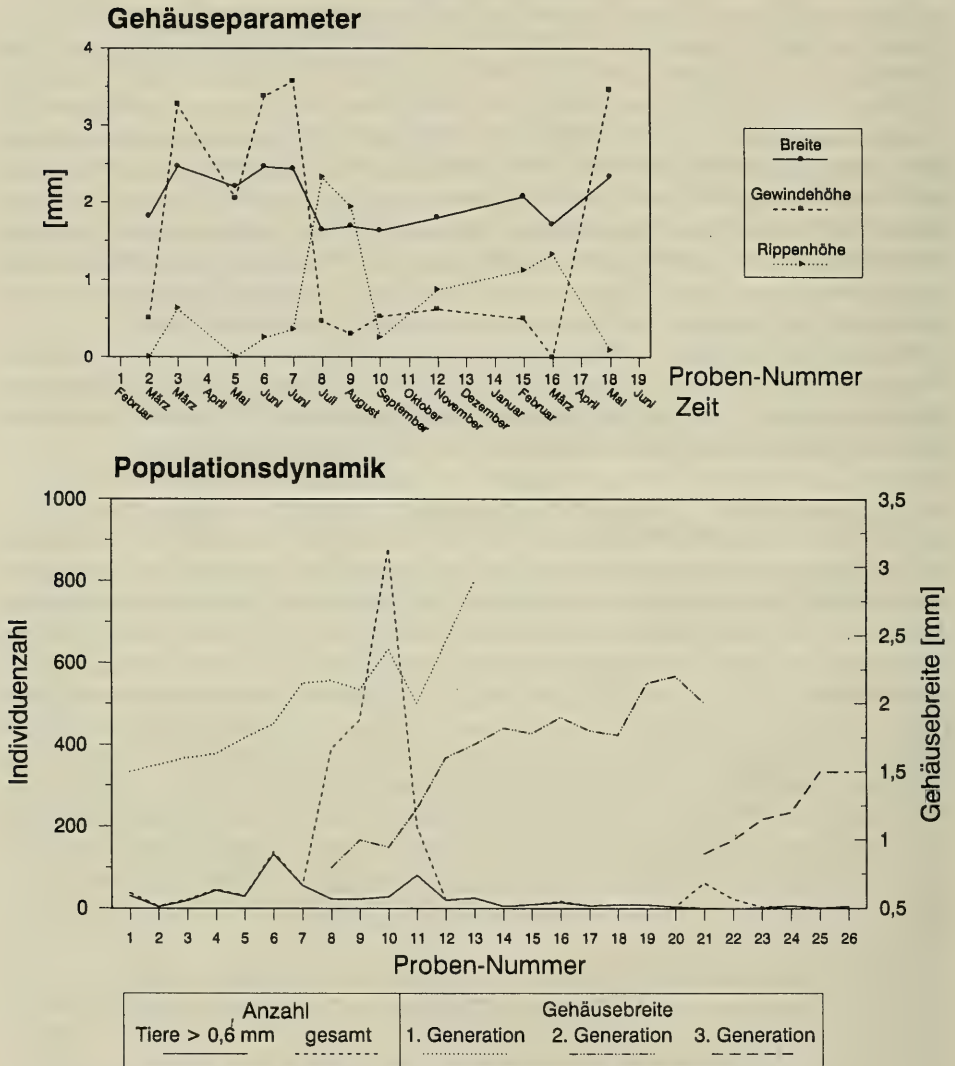


Abb. 41. Oben: Der jahreszeitliche Verlauf der monatlich ermittelten, durchschnittlichen Schalenparameter zeigt nicht nur eine Wachstumsdynamik, sondern auch temporäre Zunahme der Skulpturierung (Rippenhöhe) während der Zeit der heranwachsenden Filialgeneration (Juli/August). Die Gewindehöhe hingegen ist bei alten Tieren am höchsten. Unten: Originaldaten von JANZ (1988). Probennummern entsprechen Monaten des oberen Diagramms. Eine separate Betrachtung des Schwerpunkts der Gehäusebreite von Kohorten (1. bis 3. Generation) und der gesamten Individuenzahlen geben den Fortpflanzungszyklus wieder.

Gehäuseparameter

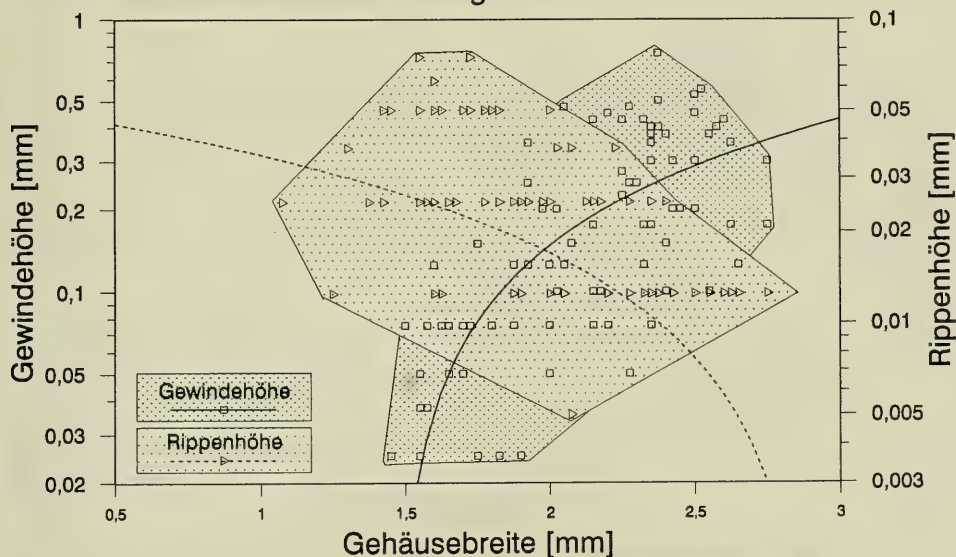
Armiger crista

Abb. 42. Die Zusammenfassung aller Proben zeigt die Abhängigkeit der Gewinde- und Rippenhöhe von der Gehäusebreite bzw. dem Lebensalter der Schnecken.

nahme über 2 Jahre zur Verfügung (JANZ 1988). Gazebeutel mit 10 mm Maschenweite waren mit je 3 g lufttrockenem Buchenlaub gefüllt und zur Laubwurfzeit in Tümpel D ausgebracht worden. Damit konnte eine kontinuierliche quantitative Probenentnahme erfolgen. Die Begleitfauna und physiko-chemische Parameter sind von JANZ (1988) ausführlich erfasst und dargestellt worden. Die Proben wurden hinsichtlich ihrer Individuenzahl ausgewertet und von Proben mit mehr als 10 Individuen von *Armiger* mit über 0,6 mm Durchmesser wurden die Schalenparameter Gehäusedurchmesser, Gewindehöhe und Rippenhöhe mit einem Meßokular bestimmt. Abb. 41 (oben) zeigt den zeitlichen Verlauf der Mittelwerte aller Tiere einer Population.

Gyraulus (Armiger) crista besitzt einen einjährigen Lebenszyklus. Mit Beginn der Fortpflanzungszeit, die von Juni bis September dauert, sterben die Elterntiere ab. Dieser Zyklus wird durch die Entwicklung der Gehäusebreite ausgedrückt. Parallel hierzu, aber nicht proportional, verläuft die Steigerung der Gewindehöhe. Die Rippenhöhe verläuft antiparallel. Eine Korrelation zwischen Gehäusebreite mit Gewinde- und Rippenhöhe zeigt Abb. 42. Beide Parameter zeigen eine breite Streuung, die im Falle der Gewindehöhe bei älteren Tieren über 2 mm Durchmesser stark zunimmt. Die Rippenhöhe hat ihr Maximum zwischen 1,4 und 1,8 mm Gehäusebreite, also bei semiadulten Tieren von der Größe, bei der sie überwintern. Individuen, die im nächsten Frühjahr weiterleben und wachsen, tun dies mit verminderter Skulpturbildung.

Damit wird deutlich, daß Rippen- und Gewindehöhe ontogenetisch gesteuerte Prozesse sind: Zeitgleich, und damit unter denselben Umwelteinflüssen, produzieren Jungtiere starke Skulpturen, während alte Individuen glattere Schalen bauen,

Vergleich verschiedener Biotope

Armiger crista

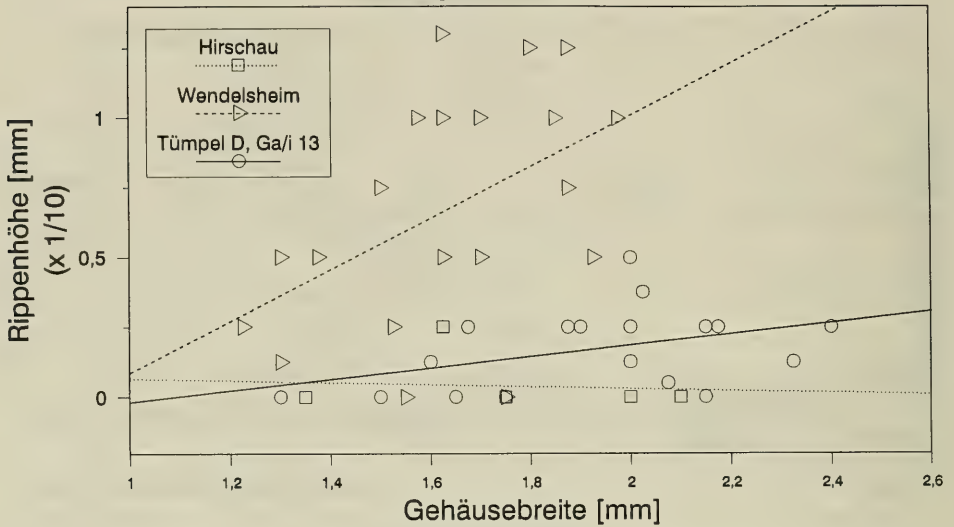


Abb. 43. Lokale Unterschiede von Skulpturentwicklung bei gleichzeitiger Probennahme von *Armiger* aus verschiedenen Biotopen. Es existiert also ein hoher Polymorphiegrad dieses Merkmals.

wobei sich deren Windungsrichtung zunehmend aus der Ebene neigt. Rippenbildung und Skalarität sind ontogenetisch disjunkt. Alle gemessenen Parameter sind im jahreszeitlichen Zyklus der betreffenden Populationen systematischen Veränderungen unterworfen. Schalenparameter sind bei *Armiger* also vom Entwicklungszustand der Population und damit vom Zeitpunkt des Sammelns abhängig.

Räumliche Variabilität

Die andere Komponente der Skulpturvariabilität von *Armiger crista* bezieht sich auf das räumliche Verbreitungsmuster, also auf intraspezifische Variabilität zwischen verschiedenen Populationen räumlich getrennter Habitate.

Dazu wurden die Populationen zweier weiterer Habitate von *Armiger* (Wendelsheim und Hirschau) untersucht. Ihrer räumlichen Nähe (max. 12 km Abstand), die klimatische und biogenetische Ähnlichkeit wahrscheinlich macht, stand eine große ökologische Differenz der Biotope gegenüber. Es wurden November-Populationen gesammelt und morphometrisch mit zeitlich entsprechenden Individuen von „Tümpel D“ verglichen (Abb. 43). Die Populationen des Wendelsheimer Sees waren bedeutend stärker berippt als diejenigen des Tümpel D. In Hirschau waren wenige, überwiegend glattschalige Individuen angetroffen worden. Bemerkenswert ist außerdem, daß, gemessen an der Sammelausbeute, *Armiger* in „Wendelsheim“ am häufigsten, in „Hirschau“ am seltensten war.

Kulturversuch

Es war geplant, *Armiger crista* im Labor unter variierenden Milieubedingungen hinsichtlich der Skulpturbildung zu züchten. Die Schaffung geeigneter Lebensbedin-

gungen unter Experimentalumständen erwies sich jedoch als problematisch. So blieb es bei der einfachen Hälterung der Tiere, die jedoch auch ein Ergebnis brachte: Die Rippenbildung setzte abrupt aus (Taf. 5/3).

Diskussion

Wie der Kulturversuch zeigt, gibt es bei der Rippenbildung von *Armiger* eine modifikatorische Komponente, die zumindest die Unterdrückung des Phäns ermöglicht. Was umgekehrt die Bildung der Skulptur fördert, konnte nicht nachgewiesen werden, jedoch deuten alle Ergebnisse darauf hin, daß *Armiger* unter optimalen Lebensbedingungen verstärkt Skulptur ausbildet. Dafür spricht die ökologische Beschaffenheit der drei Freilandhabitate sowie die positive Korrelation von Rippenhöhe und Populationsdichte. Die genetische Determination des Merkmals, eventuell als unterschiedliches Potential zur Ausbildung der Skulptur bei geeigneten Umweltbedingungen interpretierbar, kann nicht bewertet werden. Die ontogenetische Entwicklung der Individuen in Tümpel D zeigt, daß eine genetische Steuerung vorhanden sein muß. Rippenbildung bei *Armiger* ist danach altersabhängig, wie bereits CLARKE (1973) und GERMAIN (1930) vermuteten. Auch RICHARDOT-COULET & ALFARO-TEJERA (1985) konstatiert die Abwesenheit von Skulptur bei Juvenes. Ein Vergleich zu ähnlichen Skulptur- und Formentwicklungen in der Reihe *Gyraulus costatus* – *Gyraulus denudatus* von Steinheim ist interessant (Taf. 9). Auch dort ist die Berippung im mittleren Gewindeabschnitt am ausgeprägtesten und verliert sich mit zunehmender Entrollung des Gewindes.

4.4.2.3. Experimentell induzierte Skulpturbildung bei *Potamopyrgus*

Potamopyrgus jenkinsi ist eine in Europa eingeschleppte Art, die sich durch Polymorphismus ihrer Skulptur auszeichnet und daher für das Thema vorliegender Untersuchung geeignet war (Taf. 1/3–5). Die Schale kann eine Leiste, einen Kiel oder eine Haarreihe tragen (BONDESEN & KAISER 1949; BOYCOTT 1929; DUSSART 1977).

Die Art wurde erstmals 1883 in der Themsemündung entdeckt, breitete sich 1889 auch nach Deutschland aus, erreichte aber erst ca. 1960 über den Rhein Süddeutschland (SCHMID 1977). Bemerkenswert ist dabei, daß die Verbreitung vom Brackwasser der Küstenregion ausging und, zunächst über verschmutzte Fließgewässer, seit ca. 1945 auch unbelastetes Süßwasser und Seen erreichte (BONDESEN & KAISER 1949).

Die skulpturbildende Form tritt häufiger im Brackwasser auf, jedoch auch in reinem Süßwasser. Aus dem Vergleich von Literaturdaten zur Ökologie ergibt sich kein eindeutiger Zusammenhang der Morphologie mit bestimmten Umweltfaktoren. In Züchtungsexperimenten brachten skulpturierte Formen über drei Generationen hinweg nur glattschalige Nachkommen hervor (ROBSON 1926). Auch erhöhte Salinität führt allein noch nicht zur Kielbildung. Den Grund hierfür vermutet WARWICK (1944, 1969) in den Ernährungsbedingungen. BOETTGER (1949 a: 69) findet Kielbildung in entsprechend den Bedürfnissen der Spezies „optimaler Umwelt“. Eine entwicklungsbiologische Eingrenzung gelang WARWICK (1944): Die „kielbildenden Bedingungen“ müssen in den ersten 5 Lebenswochen wirken, während die Kielbildung aber erst mit der 7. Woche beginnt. Damit sind die Grenzen der phänotypischen und genotypischen Einflüsse ontogenetisch abgesteckt.

Tab. 17. Populationsentwicklung von *Potamopyrgus jenkinsi* unter Variation der Temperatur bzw. des Ionengehalts in den Aufzuchtgefäßen. Das beste Wachstum wurde unter Zugabe von 32 mmol/l NaCl erzielt. Diese Tiere entwickelten auch Skulptur.

Wasser	Population
NaHCO ₃ ; 27 °C; MgSO ₄ /16 mmol	tote (Stamm-)Tiere
CaSO ₄ ; Standard; MgSO ₄ /8 mmol; MgSO ₄ /4 mmol	Stammtiere mit zunehmender Zahl von Juvenes
NaCl/32 mmol	Stammtiere mit adultem und juvenilem Nachwuchs

Tab. 18. Skulptur entwickelte sich bei *Potamopyrgus jenkinsi* in Versuch 4 in Wasser mit 32 mmol/l NaCl in verschiedener Ausprägung zwischen der 3. und 5. Windung.

Individuum Nr.	Gehäuse- höhe [mm]	Windungen gesamt	Windungen mit Skulptur	Stärke der Skulpturausprägung		
				Linie	<Leiste	<Kiel
1	4,5	5	3.-4.	x		
2	4,8	5	3.-5.			x
3	3,6	5	3.-5.			x
4	4,5	5	3.-5.		x	
5	5	6	4.-5.		x	
6	3,8	5	4.-5.		x	
7	5,2	6	4.-5.		x	
8	6,5	6	4.-5.		x	

Polymorphismus ist auch auf genetische Variabilität zurückzuführen. WARWICK (1952) unterschied morphologisch vier „Stämme“, die sich auch in der Allozymstruktur wiederfinden ließen (FOLTZ et al. 1985).

Zur Biologie der Art liegen umfangreiche Erkenntnisse vor, ebenso zur Anatomie (ROBSON 1920), Systematik (BOETERS 1984), Ernährung (CALOW & CALOW 1975; FENCHEL 1975 a; FRENZEL 1979; HAYNES & TAYLOR 1984), Synökologie (FENCHEL 1975 a; FENCHEL 1975 b), Entwicklung und Populationsdynamik (FRENZEL 1979), Autökologie bzw. Salinitätsabhängigkeit (BOETTGER 1950; BONDESEN & KAISER 1949; DUSSART 1977; FENCHEL 1975 b) und Verbreitung (BONDESEN & KAISER 1949; HUBENDICK 1950; MÜLLER & FALKNER 1984; SCHMID 1977). Züchtungsversuche zur Genetik der Skulpturbildung wurden von BOETTGER (1949 a), BOYCOTT (1929), ROBSON (1926) und WARWICK (1944) ausgeführt.

Für die Züchtung ist von Bedeutung, daß eine Population (mit seltenen Ausnahmen) ausschließlich aus Weibchen besteht, die sich parthenogenetisch fortpflanzen und zudem vivipar sind. Die Reproduktionsrate ist mit bis zu einem Jungen pro Tag recht hoch (FRENZEL 1979). Die weniger als 5 mm großen Tiere sind als Detritusfresser leicht zu kultivieren.

Die Frage nach den kielbildenden Bedingungen machte weitere Zuchtversuche interessant.

Versuch 4

In einer ersten Untersuchungsreihe wurden unter Variation der Ionenzusammensetzung, der Ionenkonzentration und der Temperatur insgesamt 8 Versuchsgefäße mit je 3 Exemplaren unskulpturierter *Potamopyrgus jenkinsi* besetzt (Versuch 4; zur Erläuterung der Durchführung siehe Kap. 3.3, Material und Methoden). Nach ca. 5 Monaten wurde von jeder Population die Zahl der adulten und der juvenilen (größer bzw. kleiner 3 mm Schalenhöhe) sowie der lebenden und toten Tiere bestimmt (Tab. 17). Der Zuchterfolg kann vergleichend so dargestellt werden:

Im Gefäß mit 32 mmol/l NaCl herrschten also, relativ zu Standard-Süßwasser von 20°C, die besten Wachstumsbedingungen mit, in Größe und Individuenzahl ausgedrückt, siebenfacher Nachkommenzahl. Jedes der adulten Nachwuchstiere zeigte eine longitudinale Skulptur in Form einer Linie, einer Leiste oder eines Kiels (Taf. 1/4). An der Position des Kiels ist die Windung gewinkelt (Taf. 1/5). In keinem anderen Gefäß wurden Skulpturen gebildet. Über Gehäusehöhe, Windungszahl, skulpturtragende Windungen und Skulpturintensität (Linie < Leiste < Kiel) informiert Tab. 18. Die skulpturierten Individuen sind auch absolut gesehen sehr groß. Die Skulptur findet sich nur zwischen der 3. und 5. Windung, also in einem mittleren Lebensabschnitt.

Versuch 5

In einer weiteren Versuchsreihe wurden die Kulturbedingungen zunächst durch Zugabe einer Bodenschicht aus kalkreichem Schlamm verbessert. Zur Nivellierung von Fertilitätsdifferenzen der Stammtiere wurde deren Zahl von 3 auf 5 erhöht. Alle Salze wurden in einer Konzentration von 4 mmol/l zugegeben. Um die erfolgreiche Wirkung von NaCl weiter einzugrenzen, wurden zusätzlich Chloride als $MgCl_2$ oder $CaCl_2$ und Natrium als Na_2SO_4 oder $NaHCO_3$ sowie 0,3 % Meersalz getestet. Letzteres enthält 48 mmol/l Chlorid.

Auch hier erbrachten die meisten Gefäße, außer „27°C“ und „ $MgCl_2$ “, einen besseren Zuchterfolg als das mit Standardwasser gefüllte Gefäß. Nun waren die stärksten Populationen allerdings bei „ Na_2SO_4 “ und bei „0,3 % Meersalz“ zu finden. Die Konzentration von 4 mmol/l NaCl brachte nicht den überwältigenden Zuchterfolg der 32 mmol/l in Versuch 4 und keine Skulpturbildung. Nur aus der Population „0,3 % Meersalz“ zeigen 3 von 83 Adulttieren eine feine Linie.

Versuch 6

Im nächsten Versuch (Tab. 19) wurden Gefäße mit Standardwasser mit 8, 16, 32, 64 und 128 mmol/l NaCl und je 5 Stammtieren angesetzt. Die Gefäße mit den beiden höchsten Konzentrationen erbrachten keine Nachkommen. „Standard“ brachte die geringste, „32 mmol“ die höchste Zahl von Adulttieren. Skulpturtragend waren bei „16 mmol“ 5 von 83 der Tiere (6,4 %), bei „32 mmol“ 15 von 133 (11 %). Eine Konzentration von 32 mmol/l NaCl scheint also zur Alternative 16 oder 64 mmol/l das Optimum für Wachstum und Skulpturbildung darzustellen.

Versuch 7

In Versuch 6 waren viele Adulttiere über die Wasseroberfläche gekrochen und vertrocknet. Da diese Populationen auch sehr individuenreich gewesen waren und bei gleicher Futtermenge in begrenztem Raum ein Konkurrenzeffekt eintreten mußte, sollte ein weiterer Versuch den Effekt einer unterschiedlich großen Stammpopulation auf die Skulpturbildung testen. Es wurden nun keine adulten Individuen in die Versuchsgefäße gebracht, sondern aus einer Stammpopulation kleinste auffindbare

Tab. 19. Versuch 6 reproduziert die durch NaCl induzierte Skulpturentwicklung und zeigt, daß das Optimum bei einer Konzentration zwischen 16 und 64 mmol/l liegt.

NaCl [mmol/l]	Populationsgröße				
	Individuenzahl			davon skulpturiert	rel. Anteil (>3 mm)
	>3 mm	<3 mm	Summe		
0	75	204	279	0	0%
8	112	284	396	0	0%
16	83	86	169	5	6%
32	133	50	183	15	11%
64	0	0	0		
128	0	0	0		

Tab. 20. Variation der Populationsdichte von *Potamopyrgus jenkinsi*. Zwischen 15 und 90 juvenilen Tiere wurden in Gefäße mit 32 mmol/l NaCl eingesetzt und der Skulpturanteil der am Versuchsende noch vorhandenen Adulttiere bestimmt.

	Individuenzahl		
Versuchsanfang	15	30	90
Versuchsende	12	28	82
davon mit Skulptur	0	11	8
relativer Anteil	0%	39%	10%

Jungtiere ausgelesen und in unterschiedlicher Anzahl von 15, 30 und 90 Individuen in je ein Gefäß mit der bewährten Konzentration von 32 mmol/l NaCl gesetzt. Das Ergebnis (Tab. 20) brachte ein Optimum bei der mittleren Zahl von 30 Individuen (39 % Kielbildung). Bei der größeren Populationsdichte gab es einen Skulpturanteil von 10 %, was mit Versuch 6 gut übereinstimmt. Bei der kleinen Ausgangspopulation trat erstaunlicherweise keine Skulpturbildung auf. Dies blieb der einzige von 5 Versuchen mit *Potamopyrgus jenkinsi* und 32 mmol/l NaCl, der gänzlich ohne Skulpturbildung ausging.

Im Gegensatz zu den Zuchtungsversuchen früherer Autoren war es hier also möglich, bei *Potamopyrgus jenkinsi* aus glattschaligen Populationen unter Zugabe von 32 mmol/l NaCl Kielbildung zu induzieren, soweit die übrigen Lebensbedingungen (Sediment, Belüftung, Futter und Konkurrenz) optimal waren. Dies war daran zu erkennen, daß mit starker Skulpturbildung auch Größe und Anzahl der Nachkommen maximal waren.

4.4.2.4. Züchtung unter Variation von Temperatur und Ionengehalt

Die Versuche zur Modifikation von Schalenskulptur bei Süßwasserschnecken unter dem Einfluß von Ionengehalt und Temperatur des Wassers wurden mit gleicher Versuchsanordnung wie bei *Potamopyrgus jenkinsi* (Versuch 4 und 5) auch an drei anderen Spezies durchgeführt: *Melanoides tuberculata* (Melaniidae), *Gyraulus chinensis* und *Gyraulus albus* (Planorbidae) (Versuche 8, 9 und 10). Mit weiteren Spezies waren Kulturversuche vorgesehen, scheiterten jedoch an den Zuchtungsbedingungen (*Bithynia tentaculata*, *Pyrgula annulata*, *Gyraulus* (Armiger) *crista*, *Gyraulus acronicus*, *Gyraulus lychnidicus* und *Gyraulus trapezoides*).

Versuch 8: *Melanoides tuberculata*

Diese Art besitzt ausgeprägte, longitudinale und kommarginale Leisten (Taf. 1/7) sowie Pigmentmuster als Basis morphologischer Variierbarkeit. In diesem Fall war das phänotypische Verhalten auch von Interesse, weil fossile, sukzessive Morphospezies der Gattung von WILLIAMSON (1981) im Turkanasee als evolutive Abwandlungen bewertet und in der Diskussion seiner Ergebnisse die experimentelle Überprüfung von Salinitätseinflüssen vorgeschlagen wurde (BOUCOT 1982).

In 10 Gefäße unterschiedlichen Ionengehalts und unterschiedlicher Temperatur wurden je 10 Juvenes (< 5 mm Höhe) von *Melanoides tuberculata* eingesetzt. Im Gegensatz zu den Versuchsreihen mit anderen Arten wurden hier also keine Adulttiere zur Fortpflanzung gebracht, da dafür weder genügend Zeit (lange Generationsdauer) noch Raum (rel. große Tiere in 1 Liter – Gefäßen) zur Verfügung gestanden hätte. Eine unkontrollierte Vermehrung erwachsener Individuen hätte zur Übervölkerung mit unerwünschten Nebeneffekten geführt. Deshalb ist eine Auswertung nur bezüglich Körpergröße, Schalendicke und Skulpturierung möglich, nicht aber hinsichtlich des Fortpflanzungserfolges.

Die Skulptur aus Rippen, Leisten und Pigmentmustern zeigte insgesamt nur geringe Unterschiede. Die Variation innerhalb der Population eines Gefäßes war sogar größer als zwischen verschiedenen Populationen. Die Bewertung der Skulptur ist hier wegen ihrer relativ starken Grundaussprägung mit Unsicherheit behaftet. Deshalb wurde sie als Blindversuch ohne Kenntnis der Versuchsparameter jeder Populationen vorgenommen. Drei Populationen hatten vergleichsweise höhere Leisten und intensivere Pigmente. Das waren „0,3 % Meerwasser“, „NaCl“ und „Standard“. Den Größenvergleich der Populationen (als durchschnittliche Gehäusehöhe in Abhängigkeit vom Logarithmus des Schalengewichts, mit Standardabweichungen) zeigt Abb. 44. Das schnellste Wachstum erfolgte in Meerwasser mit 0,3 %-igem Salzgehalt. Dann folgten eng beieinander vier Populationen, unter ihnen auch die Standard-Population (20°C). „27°C“ und „NaCl“ schnitten deutlich ungünstiger ab, allerdings mit besonders großer Streuung bei NaCl. Skulptur-Intensivierung erfolgte unter optimalen bis suboptimalen Wachstumsbedingungen, die im Fall von *Melanoides tuberculata* in 0,3 % Meerwasser erzielt wurden. Eine morphometrische Untersuchung der Gehäuseform unterblieb, weil der Aufwand nach visueller Begutachtung nicht gerechtfertigt erschien.

Gyraulus

Gyraulus ist auf Grund seiner vielfältigen Skulpturbildungen bei rezenten und fossilen Spezies (Steinheimer Becken) von besonderem Interesse. Es wurden zwei Arten untersucht: *Gyraulus chinensis* besitzt auf der Adultschale keine Skulptur, ist jedoch leicht kultivierbar, da phytophag und sehr fortpflanzungsfreudig. *Gyraulus albus* (Taf. 5/5–8) besitzt feine Longitudinal- und Kommarginalleisten als Variationsbasis. Seine Züchtung ist allerdings wegen seines Fortpflanzungsverhaltens und der Ernährungsansprüche (vermutlicher Bakterienfresser, CALOW & CALOW 1975, CALOW 1974) nicht einfach.

Versuch 9: *Gyraulus chinensis*

Bei dieser Art genügten 3 Stammexemplare pro Gefäß, um in 188 Tagen eine Population von bis zu 67 Individuen aufzubauen. Salzzugaben brachten hier nirgends eine größere Ausbeute als im Standard-Süßwasser, wo bei 27°C gegenüber 20°C die größere Population mit Filialgeneration erzielt wurde (Abb. 45). Die dünn-

Schalengröße i.A.v. Ionengehalt

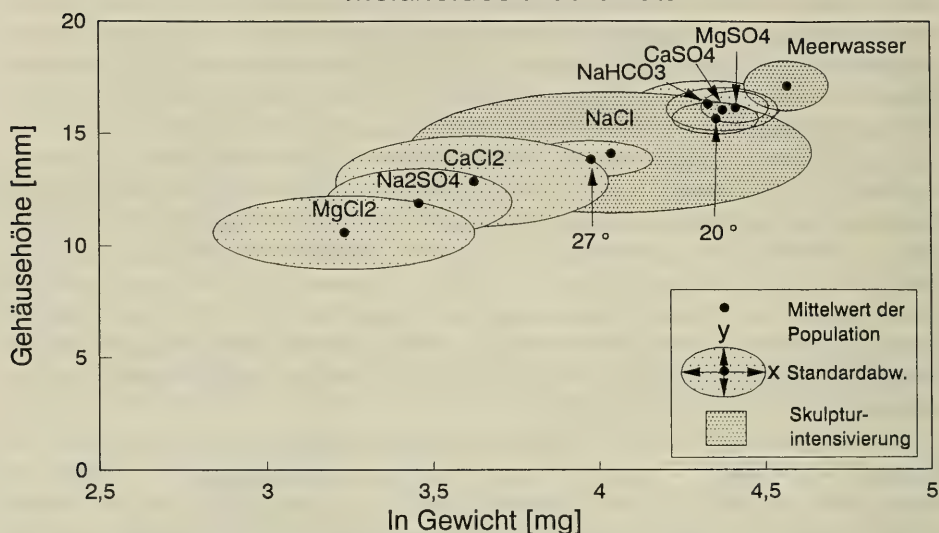
Melanoides tuberculata

Abb. 44. Populationen von *Melanoides tuberculata* wuchsen in Wasser mit Zugabe verschiedener Ionen unterschiedlich rasch ohne Beeinflussung der relativen Schalendicke. Die höchste Wachstumsrate erfolgte in Brackwasser mit 0,3 %-igem Salzgehalt. Hier trat auch eine Skulpturintensivierung ein.

Schalendicke i.A.v.d. Temperatur

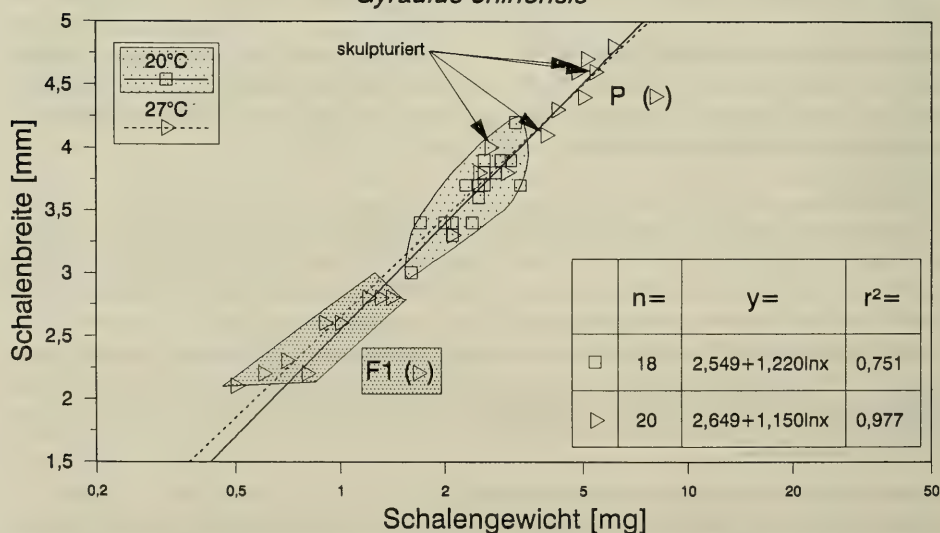
Gyraulus chinensis

Abb. 45. Bei *Gyraulus chinensis* erfolgte das beste Wachstum nicht bei erhöhter Ionenkonzentration sondern im normalen Süßwasser bei erhöhter Temperatur (27°C). Davon waren 4 Exemplare skulpturiert.

und glattschaligen Gehäuse entwickelten alleine im Gefäß mit 27°C warmem Wasser in einigen großen Exemplaren eine feine Longitudinalskulptur. Daß höhere Temperatur nicht generell das schnellste Wachstum bewirkt, zeigten die Versuche mit *Potamopyrgus jenkinsi* und *Melanoides tuberculata*. Die Temperatur maximalen Wachstums entspricht vielmehr dem physiologischen Optimum der jeweiligen Population.

Versuch 10: *Gyraulus albus*

Die Populationen aus 10 Stammindividuen wuchsen sehr langsam und konnten erst nach 338 Tagen ausgewertet werden. Es stellte sich in den Gefäßen ein mehr oder weniger üppiges Algenwachstum von Cladophorales und Characeen ein, was die Versuchsbedingungen verändert haben mag. Fast alle Populationen waren individuenreicher als die Standardpopulation. Nur die Warmwasserpoptulation (27°C) brachte eine geringere Ausbeute und war schwächer skulpturiert. Skulpturunterschiede konnten sonst nicht festgestellt werden. Die gitterartige, normale Skulptur (Taf. 5/5+7) blieb immer bestehen.

Bei einer natürlichen Population von *Gyraulus albus* aus einem Gartenteich (Bad Urach) konnte jedoch ein ontogenetischer Skulpturtrend beobachtet werden (Taf. 5/4). Die Gehäuse zeigten im Frühjahr eine durch eine Naht markierte winterliche Wachstumspause mit anschließend frisch gebildeter Schale. Vor und nach der Wachstumspause war die Skulptur schwächer ausgeprägt, baute sich aber im Lauf des Frühsommerwachstums (Sammlungsdatum 11.5.86) wieder auf. *Gyraulus (Armiger) crista* (Taf. 5/3) zeigte bereits bei Übernahme von der Natur ins Labor gegenteiligen Skulpturwechsel. Zu- oder Abnahme der Skulpturintensität geht wahrscheinlich mit einer qualitativen Veränderung der Umwelt – pro oder contra artgerechtes Milieu – einher.

4.4.2.5. Schlußfolgerungen

Unter kontrollierten, hydrochemisch und thermisch extrem veränderten Umweltbedingungen ist versucht worden, einige Gastropodenarten zu züchten und die Auswirkungen auf die Skulptur der Schale zu beobachten. Verglichen mit der normalen, in der Natur zu beobachtenden Schalenvariabilität in und zwischen Populationen, war der Erfolg gering. D. h., daß die für Süßgewässer wichtigsten chemischen Elemente nicht einmal in Ionenkonzentrationen an der Grenze des physiologisch Erträglichen (Ausbleiben der Fortpflanzungstätigkeit) die Gehäuse der Schnecken phänotypisch tiefgreifend verändern konnten. Wenn Skulpturbildung auftrat, dann von Art zu Art unter ganz unterschiedlichen Bedingungen, z. B. Veränderung der Temperatur bei *Gyraulus chinensis*, des NaCl-Gehalts bei *Potamopyrgus jenkinsi* oder in Brackwasser bei *Melanoides tuberculata*. Stärker ausgeprägte Skulptur trat tendenziell jeweils in der Nähe des Wachstums- und Häufigkeitsoptimums der Art auf. Dieser Zusammenhang wird durch Beobachtungen an *Gyraulus (Armiger) crista* und *Gyraulus albus* in natürlichen Biotopen gestützt. Soweit die Autökologie der hier untersuchten Arten bekannt ist, entsprechen die empirischen Optima der Populationsdynamik den Verhältnissen der natürlichen Habitate: Phylogenetisch repräsentieren die Melaniiden und Hydrobiiden jüngere limnische Radiationen als die Planorbiden und sind daher noch eher brackwasserverträglich. *Gyraulus chinensis* entstammt einer wärmeren Region als *Gyraulus albus*.

Die Ergebnisse dieser Versuche zur Modifikation stärken die Argumente für eine im wesentlichen genotypische Veranlagung der Schalenparameter bei hohem Grad

an Polymorphismus. Selbst die erfolgreiche phänotypische Beeinflussung (z. B. Kielbildung von *Potamopyrgus jenkinsi*) kann noch als entwicklungs-genetisches Phänomen gedeutet werden. Die Umwelt betätigt dabei nur einen zu einer gewissen Lebenszeit sensiblen Schalter im Organismus, der die eine oder andere kanalisierte und wiederum determinierte morphogenetische Bahn ermöglicht. *Potamopyrgus jenkinsi* erwies sich dabei als ökologisch und morphologisch sehr flexible Art. Das Beispiel zeigt auch, daß selbst prominente Schalenskulptur nicht als sicheres taxonomisches Merkmal verwendet werden kann, wie das bei Fossilien häufig geschieht.

Einen der Steinheimer Gastropodenreihe entsprechenden Grad von Polymorphie besitzt keine rezent vorkommende Art, weder auf phänotypischer noch auf genotypischer Grundlage. Daher ist ihre Deutung als echte evolutive Radiation und Artbildung am plausibelsten. So weitgehende Gehäuseveränderung durch bloße Modifikation zu erklären, entbehrt jeder biologischen Grundlage, obwohl die Art der Skulpturbildung durchaus den modifikatorischen Beispielen entspricht.

4.5. Form der Schale

4.5.1. Einleitung

Daß der äußeren Form von Gastropodenschalen in vorliegender Untersuchung und an dieser Stelle ein eigenes Kapitel gewidmet wird, hat gute Gründe: Am Beispiel des Hausbaues wird bildhaft klar, daß Bausteine zu mehr oder weniger dicken Mauern zusammengefügt werden können, daß Zimmer aus Mauern bestehen und Häuser aus Zimmern. Ein Zimmer (entsprechend der Skulptur) läßt sich nur bauen und verstehen aus der Substanz und Struktur von Mauern als auch der Architektur und Form des Hauses. Alles zusammen ergibt ein (Schnecken-)Haus. Im Bauplan von Gastropodenschalen sind Schalenstruktur und Schalendicke der Skulptur organisatorisch untergeordnet. Andererseits hat die Schalenform höheren morphogenetischen Rang. Schalenform steht aber mit Skulpturbildung in mannigfacher Beziehung. Die Aperturform kann sich direkt auf die Form der Schale, die Anlagerungen der Windungen und schließlich auf die Gewindehöhe auswirken. Skulptur und Form der Schale mancher Spezies variieren in ähnlichem Maß. Schließlich muß auch die Schalenform in Funktionalitätsbetrachtungen von Skulptur mit einbezogen werden.

Zum Verständnis der Geometrie von Schneckenschalen hat die theoretische Morphologie (RAUP 1966, 1967, 1972) entscheidende Impulse geliefert. Sie basiert auf der mathematischen Beschreibung von Schalen als logarithmische Spiralen mit nur drei Parametern: Windungsexpansion, Translation und Distanz zur Windungsachse. Reale Gehäuse unterliegen auch ontogenetischen Veränderungen dieser Parameter. Allometrie und ihre Bedeutung für evolutive Formveränderung zeigte GOULD (1966, 1968 a, 1968 b). LINSLEY (1977, 1978 a, 1978 b) untersuchte die praktischen Konsequenzen realer Schalenformen und entdeckte Regeln für die Ökologie und Lebensweise der Tiere.

Es ist bekannt, daß bestimmte Formen aus der Vielzahl theoretisch möglicher Gastropodenschalen bei bestimmten Taxa und zu bestimmten Zeiten der Phylogenese bevorzugt auftreten (VERMEIJ 1971, 1974 a, 1974 b). Die ebene, bilateralsymmetrische Windungsspirale (isostroph oder planispiral) ist relativ selten und bei marinen Arten immer mit geringer Körpergröße verbunden (CAIN 1977). Mit der Translation der Spirale zum Konus (heterostroph oder trochospiral) ergibt sich Rechts-Links-Chiralität. Die dextrale Form überwiegt bei Gastropoden bei weitem

(VERMEIJ 1975). Die Translation der Windungsspirale aus der Ebene kann nach oben oder unten erfolgen. Aus einem isostrophem Gehäuse wird so ein orthostrophes oder ein hyperstrophes (KNIGHT 1952). Hyperstrophie ist nur bei wenigen Taxa verwirklicht (VERMEIJ 1975) und hat fundamentale Bedeutung für die Lebensweise, insbesondere die Mobilität der Tiere (ROBERTSON & MERILL 1963; LINSLEY 1984). In speziellen Bereichen und in spezieller Kombination von Schalenparametern verlieren aufeinanderfolgende Windungen des Gehäuses den Kontakt. Es entsteht ein offenes, korkenzieherartiges Gewinde, das man skalarid nennt.

All diese für Gastropoden seltenen und extremen Formvarianten (Isostrophie, Hyperstrophie, Sinistralität, Skalarität) sind bei Arten der Familie Planorbidae vorhanden. Ein Beitrag zur Schalenform ist daher zum Verständnis von Evolutionstendenzen von Gastropoden unerlässlich.

4.5.2. Evolution der Gewindehöhe bei *Gyraulus*

Wie der Name Planorbidae schon ausdrückt, sind typische Arten der Familie in einer Ebene gewunden. Darunter gibt es jedoch Gattungen mit erhobenem Gewinde wie *Plesiophysa*, *Miratesta* und *Camptoceras* und teilweise *Physastra*, *Amerianna*, *Physopsis* und *Bulinus* (HUBENDICK 1955 b). Andere Gattungen besitzen Arten mit Übergängen von planispiral zu trochospiral. Dazu gehört *Helisoma* (PILSBRY 1934; WINSLOW 1926) oder *Gyraulus* (MEIER-BROOK 1983).

Die Verhältnisse bei der Untergattung *Armiger* wurden bereits in Kap. 4.4.2.2 beschrieben. Die meisten Arten von *Gyraulus* sind planispiral. Es besteht jedoch die Tendenz zur Deflektion der letzten Windung des Adulttieres, was bei *Gyraulus acronicus* besonders ausgeprägt ist. Arten mit konstanter, größerer Gewindetranslation sind *Gyraulus biwaensis* aus dem Biwasee und *Gyraulus lychnidicus* aus dem Ohridsee. Auch die ihnen phylogenetisch nahestehende Gattung *Choanomphalus* des Baikalsees ist konisch gewunden. Bei endemischen Planorbiden in Langzeitseen besteht also eine Tendenz zu Trochospiralität. Diese Arten sind zugleich stärker skulpturiert. Sowohl bei *Gyraulus biwaensis* als auch bei *Gyraulus lychnidicus* ist auffällig, daß eine besonders starke Periostracal-Leiste der vorletzten Windung beim Schalenwachstum häufig mit dem Suturansatz zusammenfällt (Taf. 6/5). Dies könnte ein ontogenetisches „Geländer“ zur bautechnischen Ausführung einer bestimmten Translationsrate darstellen.

Über *Gyraulus* im Ohridsee sind in diesem Zusammenhang Informationen über Variabilität und Verbreitung der Gewindehöhe vorhanden (GORTHNER & MEIER-BROOK 1985). Die planispirale Art *Gyraulus trapezoides* lebt im tieferen Wasser zwischen 5 und 14 m Tiefe, der trochospirale *Gyraulus lychnidicus* nur im Uferbereich bis 1 m Tiefe. Beide Arten zeigen jedoch an bestimmten Orten innerhalb des Sees erhöhte Variabilität der Gewindehöhe. In einer Population von *Gyraulus lychnidicus* waren sogar annähernd planispirale Exemplare neben hohen trochospiralen Gehäusen anzutreffen. *Gyraulus trapezoides* zeigte Gewindeerhöhung in einer Süd-Nord-Kline auf ca. 8 km Distanz ohne erkennbare Habitatunterschiede.

Gyraulus „multiformis“ des Steinheimer Beckens erfährt phylogenetisch zweimal eine Gewindetranslation und zwar erstens von *Gyraulus sulcatus* zu *Gyraulus trochiformis* sowie zweitens weniger extrem von *Gyraulus revertens* zu *Gyraulus supremus*. Die Arten werden als chronologisch disjunkt angesehen, stehen also im Gegensatz zu den Verhältnissen im Ohridsee mit isochroner, aber ökologisch disjunkter Einnischung. Eine dritte Linie der Gewindeerhöhung erfolgte von *Gyraulus*

costatus zu *Gyraulus denudatus* mit echt skalariden, offenen Gewinden — ein Phänomen, das im folgenden Kapitel ausführlich besprochen werden soll.

4.5.3. Skalariden

Schneckenschalen mit außergewöhnlich erhöhtem Gewinde nennt man skalarid. Dies führt zu treppenartig abgestuften und im Extremfall zu freien Windungen nach Art eines Korkenziehers. Die Translation kann bis zu gestreckten (orthoconen) „Schnecken“-Gehäusen fortschreiten, wie z. B. bei *Orygoceras* (PAPP 1962; TAYLOR 1974). Solche offenen Gewinde sind funktionsmorphologisch und ökologisch von besonderem Interesse. Über Bau, Funktion und Evolution läßt sich aus der Literatur ein Überblick gewinnen.

REX & BOSS (1976) haben unter rezenten Gastropoden 15 Arten mit offenem Gewinde gefunden und zusammengestellt. Alle Arten sind Prosobranchier aus 10 Familien, von denen 9 Familien zu den Mesogastropoda gehören. Dies entspricht einer Häufigkeit von 1 : 4000. Die Liste ist allerdings nicht vollständig. *Camptoceras hirasei* WALKER aus dem Biwasee als Planorbide (HUBENDICK 1955 a) und *Gocea ohridana* aus dem Ohridsee als Orientaliide (HADZISCE 1956 a; HADZISCE et al. 1977) kommen noch hinzu. Damit erhöht sich die Zahl der offen gewundenen, lebenden Spezies auf 17, von denen 5 Arten limnisch und bis auf *Valvata sincera* alle in einem Langzeitsee zu Hause sind. Gemeinsam haben diese Arten ferner eine geringe Endgröße (0,45 mm bei *Gocea ohridana* und 5–9 mm bei den anderen Arten). Über die Lebensweise ist wenig bekannt. *Gocea ohridana* lebt im Ohridsee in den Zwischenräumen der Ufergerölle. Über die Adaptivität der offenen Gewindeform gibt es keine Vorstellung (REX & BOSS 1976).

Eine starke intraspezifische Variabilität der Gewindehöhe ist von einer Reihe von Arten bekannt, so von *Radix* (BOYCOTT et al. 1932), *Helisoma* (WINSLOW 1926; PILSBRY 1934) und *Valvata piscinalis* (UHL 1926), wobei sogar gelegentlich offene Gewinde vorkommen: *Valvata piscinalis* (GASCHOTT 1927) und einige Valvatiden des Baikalsees (DYBOWSKI 1886).

Bei den Pulmonaten sind außer *Camptoceras* keine Arten mit offenem Gewinde bekannt. Jedoch gibt es spontane „Mißbildungen“ ähnlichen Gehäusetyps vor allem bei Planorbiden (CLESSIN 1873). Einzelne Individuen oder Populationen beschrieben BASCH (1968) für *Biomphalaria glabrata*, ADAM (1947), HOFFMANN (1924) und LISICKY (1972) für *Planorbis planorbis*, PETRBOK (1943) und SCHLESCH (1927) für *Gyraulus*, BOETTGER (1949 b) und VARGA (1975) für *Anisus*, VAN DEN BROECK (1872) und PIRÉ (1871) für *Hippeutis complanatus* und REGIUS (1947) und KAUFFMANN (1912) für *Planorbarius corneus*.

Bei den Planorbiden bleibt die Skalaridenbildung auf Individuen und Populationen beschränkt und etabliert sich nie als konstantes Artmerkmal. In der Natur treten skalaride Exemplare örtlich gehäuft auf (HOFFMANN 1924; LISICKY 1972; PIRÉ 1871; REGIUS 1947; VAN DEN BROECK 1872). Soweit der ökologische Bezug beschrieben ist, sind die Ursachen der Skalarität nicht eindeutig. Jedoch lebten die Skalariden in kleinen, auch austrocknenden Gewässern, teilweise mit Bedeckung durch *Lemna minor* (Wasserlinsen) und unter eher ungünstigen Lebensbedingungen. Ökophänotypie kann vermutet werden.

GOULD (1968 c) beschrieb Exemplare der marinen „Wurmschnecke“ *Vermicularia* in atypischem Weichsubstrat ohne die normalerweise benötigten Anheftungsgele-

genheiten als phänotypische Reversion zur geschlossenen Gewindeform. Bei normalen, sessilen Individuen ist die Wuchsform sehr flexibel und von den Umweltbedingungen abhängig (GOULD 1969).

Zum kausalen Verständnis der Wuchsform der Skalariden müssen faunistische und morphologische Beschreibungen durch weitere Daten ergänzt werden. Anatomisch fand OLDHAM (1931), daß skalaride Individuen von *Arianta arbustorum* stark von Milben befallen waren. MOOR (1978) zeigte bei *Theba carthusiana*, daß die Milieubedingungen bei der Embryogenese einen Einfluß auf die Schalen-Skalarität haben. Die sensible Phase ist beschränkt auf den 7. bis 9. Entwicklungstag, also die früheste Phase der Schalenentwicklung. Später sind Translationsrate und Wachstum determiniert. Somit bleibt für phänotypische Modifikationen, ähnlich wie bei der Skulpturbildung von *Potamopyrgus jenkinsi*, nur geringer Spielraum innerhalb der genetisch gesteuerten Ontogenese. Genetische Veranlagung zur Skalaridenbildung zeigen STELFOX (1968), RICHARDS (1970) und BOETTGER (1949 b). STELFOX züchtete in 26 Jahren skalaride *Helix aspersa* durch Selektion der jeweils höchsten Gewinde. BOETTGER (1949 b) konnte skalaride *Anisus leucostomus* im Aquarium zum Ablai-chen bringen und erhielt ausschließlich skalariden Nachwuchs. RICHARDS (1970) fand Skalaride bei genetischen Experimenten mit *Biomphalaria glabrata*. Das Merkmal war rezessiv und mit einer starken Fitnessverminderung behaftet, so daß eine Fortpflanzung skalarider Tiere kaum möglich war. Dieser Effekt stimmt mit den Beobachtungen von BOETTGER und MOOR überein und erklärt, weshalb skalaride Planorbiden nicht als konstante Populationen in der Natur auftreten und daß sie nur gelegentlich – vielleicht unter vermindertem Konkurrenzdruck – überlebensfähig sind.

Im Fossilbericht spielen Skalariden eine erheblich größere Rolle als in der Rezent-fauna. So sind aus dem Paläozoikum ca. 20 Genera offen gewundener mariner Gastropoden bekannt (VERMEIJ 1977 a). Sie waren von teilweise stattlicher Körpergröße, was funktionsmorphologische Probleme mit sich bringt. Diese schwerfälligen Formen lebten wahrscheinlich als sessile Filtrierer im Weichsubstrat (PEEL 1975; YOCHELSON 1971).

Im Steinheimer Becken treten Skalaride mit regelmäßig logarithmischem, freiem Gewinde in den Trochiformis-Schichten gehäuft auf (Taf. 9/8). Sie sind als *Gyraulus denudatus* beschrieben. Bei der Gewindeerhöhung von *Gyraulus trochiformis* handelt es sich dagegen um keine echte Skalarität. *Gyraulus denudatus* kann von *Gyraulus costatus* in kleinen Schritten abgeleitet werden, ist sehr regelmäßig als logarithmische Spirale ausgebildet und tritt stellenweise sehr häufig auf. Dies spricht für eine echte Art und gegen spontane Mißbildung, wie für rezente Planorbiden beschrieben. Die Ablösung der Windungen erfolgt mit der Entstehung der zirkulären, komarginalen Rippenbildung, deren anatomische Voraussetzung ein ringförmig geschlossenes, schalenbildendes Mantelepithel ist. Diese Entwicklung ist mit der in der Endwindung beginnenden Skalarität von *Armiger* zu vergleichen (Kap. 4.4.2.2). Wahrscheinlich ist *Gyraulus denudatus* eine echte, skalaride Spezies, deren Etablierung unter dem verringerten Selektionsdruck eines Ökosystems Langzeitsee ermöglicht wurde. Jedenfalls zeigen rezente Skalaridenbildungen bei Planorbiden keine selektiven Vorteile und gelangen nicht zur Verbreitung, obwohl ihre Entstehung in der Natur nicht selten ist.

4.5.4. Rasche Veränderung der Schalenform bei *Bithynia tentaculata*

REGIUS (1939) beschrieb aus einem Teich in der Umgebung Magdeburgs eine eigenartige Population der Art *Bithynia tentaculata*. Es traten sehr große Tiere bis 16 mm Höhe auf im Gegensatz zu normalerweise bis zu 9 mm. Die Art war sehr zahlreich mit einer Artdominanz von 88 % der Individuen neben 8 anderen Gastropoden vertreten. Von der Population waren 78 % der Individuen normal gebaut, 5,8 % hatten eine stumpfe, auch als Schulter bezeichnete Kante (Taf. 2/3). Kommarginal gestreift waren 0,4 %, longitudinal gebändert 0,2 %. Manche Individuen waren sehr schlank, andere kegelförmig. Viele weitere Variationen traten auf, die in Worten kaum zu schildern sind, wobei kontinuierliche Übergänge ohne verminderte Häufigkeit der Übergangsformen vorkamen. Taxonomische Unterscheidungen sind also weder möglich noch sinnvoll. Das Schalgengewicht betrug bis zu 90 mg – normal sind höchstens 25 mg. Der Probenumfang, aus dem diese Daten gewonnen wurden, betrug sage und schreibe 29 000 Individuen. Eine solche Variabilität ist von *Bithynia tentaculata* sonst völlig unbekannt. Manche Gehäuse ähnelten z. B. in der treppenartigen Schalenform Arten wie *Gabbiella humerosa* aus Ost-Afrika oder in der Skulptur manchen ostasiatischen Bithyniiden.

Der von REGIUS beschriebene Teich war 7300 m² groß und maximal 2,5 m tief. Eine Wasseranalyse ergab bei gegebenen analytischen Möglichkeiten keine Besonderheiten. Jedoch erfolgte eine Zufuhr vorgeklärter Abwässer eines nahegelegenen Bahnhofsgeländes. Das Sediment bestand dementsprechend aus schwarzem Faulschlamm. Auch das Vorkommen von *Elodea canadensis* zeigt Eutrophierung an. Die gesamte Biozönose war sehr individuen- und artenreich. Die Physiographie des Gewässers hat also nichts außergewöhnliches an sich. Dieser Biotop war damals erst 35 Jahre alt, denn er verdankte seine Entstehung einer genau datierbaren Kiesgewinnung.

Das von REGIUS gesammelte Schalenmaterial ging an verschiedene Museen. Die Beobachtungen sind so spektakulär und die Beschreibungen von REGIUS ist detailliert genug, um die Ergebnisse in die moderne Diskussion um Phänotypie und Variabilität von Schalen einfließen zu lassen. Zuchtexperimente sind von REGIUS nicht publiziert worden. Ein Indiz für eine genetische Basis der Variabilität ist aber in der Formenfülle innerhalb des kleinen Gewässers zu sehen sowie in der völligen Normalität der Begleitfauna. Hier ist eine Einwanderung der Varianten mit Sicherheit auszuschließen, da keine dieser Formen von irgendwoher sonst bekannt geworden sind, obwohl sie den mit Eifer nach „Raritäten“ suchenden Conchyliensammlern sicher aufgefallen wären.

Die ökologischen und morphologischen Daten sprechen für eine Entwicklung in einer für diese Art optimalen Umgebung. Aus der Kenntnis der Ökologie (SCHÄFER 1953 a), Anatomie (STARMÜHLNER 1952) und Ernährungsbiologie (SCHÄFER 1953 b; MEIER-BROOK & CHONG HWAN KIM 1977) ergibt sich für *Bithynia* die Besonderheit filtrierender Ernährungsweise. Der eutrophierte Teich dürfte eine als Nahrungsbasis für Strudler geeignete Bakterien- und Algenflora gehabt haben. Eine Notwendigkeit für einen derartigen morphologischen Polymorphismus ist daraus allerdings nicht abzuleiten. Dies ist das vielleicht überzeugendste Beispiel überhaupt, wie rasch und weitgehend eine morphologische Radiation von Gastropoden vor sich gehen kann. Weder ein Selektionsdruck noch ein Adaptivwert

ist erkennbar, der diesen Polymorphismus kausal begründen könnte. Über die Persistenz des Biotops bis heute ist nichts bekannt.

5. Umwelt als Evolutionsbedingung komplexer Schalenskulptur

5.1. Verbreitung von Schalenskulptur

5.1.1. Grundlagen einer Skulpturbewertung

5.1.1.1. Einleitung

Zwischen der Schalenskulptur und der Umwelt ist wegen ihrer beider Komplexität eine quantitative Beziehung nur schwer herzustellen. Einen möglichen Ansatz bietet die Darstellung der räumlichen Verbreitung von Schalenskulpturen rezenter Arten. Dazu müßte zunächst ein Maßstab für die Bewertung verschiedener Skulpturphänomene der verschiedenen Arten einer Lokalfauna entwickelt werden. Schalenskulptur stellt aber einen Merkmalskomplex dar, der bisher kaum einer Quantifizierung unterzogen wurde, obwohl auch dem naiven Betrachter eine Unterscheidung von einfachen (unskulpturierten) und komplexen Gastropodenschalen leicht möglich ist.

Bei der Diskussion der Klimabindung von Merkmalen mariner Organismen zog STRAUCH (1972) auch Skulpturmerkmale von Mollusken heran. Er ordnete die Arten drei Klassen von Skulpturintensität zu: glatt, schwach und stark skulpturiert. Quantitativ undefinierte Kategorien dieser Art sind aber an die subjektive Einschätzung der ordnenden Person gebunden. Auch GRAUS (1974) begnügte sich mit der Aufteilung der Fauna in drei Skulpturklassen, die er durch unvoreingenommene Kollegen ausführen ließ und somit die Definition der Klassengrenzen deren subjektivem Empfinden überließ.

Eine reproduzierbare Skulpturbewertung kann am ehesten bei relativ einfachen Skulpturbildungen von Süßwassergastropoden erzielt werden. Dazu ist es notwendig, einzelne Skulpturelemente der Schale einer Spezies zu differenzieren und ihre Intensität, Größe und Anzahl zu ermitteln. Diese Kriterien können dann über einen festzulegenden Bewertungsschlüssel in einen semiquantitativen Skulpturindex für diese Spezies eingehen. Mit den so ermittelten Zahlenwerten kann dann die Errechnung eines mittleren Skulpturindexes der gesamten Fauna eines Fundortes erfolgen. Damit wird der Grad von Skulpturbildung auch bei variierender Artenzahl und Faunenzusammensetzung regional vergleichbar.

5.1.1.2. Bewertungsschlüssel

Den hier verwendeten Bewertungsschlüssel zeigt Tab. 21. In Kap. 4.4.1.2 wurden Gastropoden der deutschen Limnofauna bezüglich des Vorhandenseins von Pigmentierung, Skulptur und polygonaler Aperturform betrachtet. Darin liegt bereits ein Ansatz zu dem semiquantitativen Bewertungsschlüssel, der nun erläutert werden soll. Gemäß der in Kap. 4 aufgestellten Definition werden unter dem Begriff „Skulptur“ im weiteren Sinne alle Musterbildungen der Schalenoberfläche geführt. Typen von Musterbildung sind Pigmentierung, Periostracalskulptur, Schalenskulptur i.e.S. und Querschnittsform. Diese Elemente können in unterschiedlicher Kombination und Intensität zur Musterbildung von Molluskenschalen beitragen. Sie können differenziert und müssen getrennt bewertet werden, obwohl sie morphogenetisch und phylogenetisch in einer Rangfolge der Entwicklung stehen. Der Musterbildung der kalzifizierten Schalensubstanz geht meist eine ähnliche, nur auf das Peri-

Tab. 21. Bewertungsschlüssel zur Ermittlung eines semiquantitativen Skulpturindexes für die Gehäuse von Süßwassergastropoden.

Bewertungs- schlüssel	Mustertyp Kategorie	Pigmentierung		Periostracalskulpt	Schalenskulpt.i.e.S	Schalenform
	Faktor	I	II	III	IV	
		1 x	1 x	2 x	4 x	
Richtung	Quantität	"Bänder"	"Leisten"	"Wülste"	"Winkel"	
längs	Zahl	Z _l	1 = einfarbig 2 = >20 3 = 6-20 4 = 2-5 5 = 1	1 = fehlend 2 = >20 3 = 6-20 4 = 2-5 5 = 1	1 = fehlend 2 = >20 3 = 6-20 4 = 2-5 5 = 1	1 = keiner 2 = 1 3 = 2 4 = 3 5 = >3
	Inten- sität	I _l	1 = einfarbig 2 = verwaschen 3 = kontrastreich 4 = mehrfarbig 5 = divarikat	1 = fehlend 2 = H<B 3 = H>B 4 = H>3B 5 = H>6B	1 = fehlend 2 = H<B 3 = H>B 4 = H>3B 5 = H>6B	1 = rund 2 = stumpf 3 = scharf 4 = gekielt 5 = hohl
quer	Zahl	Z _q	1 = einfarbig 2 = >36 3 = 13-36 4 = 4-12 5 = 1-3	1 = fehlend 2 = >36 3 = 13-36 4 = 4-12 5 = 1-3	1 = fehlend 2 = >36 3 = 13-36 4 = 4-12 5 = 1-3	
	Inten- sität	I _q	1 = einfarbig 2 = verwaschen 3 = kontrastreich 4 = mehrfarbig 5 = divarikat	1 = fehlend 2 = H<B 3 = H>B 4 = H>3B 5 = H>6B	1 = fehlend 2 = H<B 3 = H>B 4 = H>3B 5 = H>6B	

ostracum beschränkte Skulpturbildung voraus. Eine phylogenetische oder ontogene-tische Verstärkung von Kielen und Rippen, die die Kalksubstanz betrifft, kann in eine Verformung des sphärischen Gewindequerschnitts übergehen. In der Position von longitudinalen Kielen treten dann z. B. immer deutlichere Winkel auf, die zu einer polygonalen Aperturform führen. Diese Rangfolge der Skulpturbildung wird bei der Bewertung im Schlüssel durch doppelte Gewichtung der Schalenskulptur und einer vierfachen der Querschnittsform im Skulpturindex berücksichtigt. Periostracalskulptur und Pigment werden demgegenüber als primitivere Musterbildungen nur einfach gezählt. Allen vier Typen der Skulpturausprägung ist gemeinsam, daß sie durch Abscheidung des Mantelrandes entstehen und daher überwiegend in kommar-ginaler oder longitudinaler Anordnung zur Wachstumskurve der Apertur erscheinen. Die Differenzierung der Orientierung längs oder quer zur Wachstums-richtung geht in die nächste feinere Bewertungsstufe ein. Als unterstes Kriterium wird die (An-) Zahl und Intensität der Skulpturelemente ermittelt. Dabei kann jeweils (pro Windung oder Umfang) die Zahl der Elemente eines Skulpturtyps gezählt werden (z. B. Pigmentbänder oder Periostracalleisten). Bei der Einschätzung der Intensität der Skulpturbildung muß berücksichtigt werden, daß verschiedene Spezies oft sehr unterschiedlich große Gehäuse besitzen. Deshalb ist die Relation von Höhe (H) zu Breite (B) eines Skulpturelements gegenüber absoluten Maßan-gaben vorzuziehen.

Es ergibt sich nun ein Raster von 4 Skulpturtypen, 2 Orientierungsrichtungen (längs und quer) und 2 Quantitäten (Anzahl und Intensität). Das sind theoretisch insgesamt 16 Felder. Da es zur Aperturform in longitudinaler Richtung kein sinn-volles Äquivalent gibt, konnten diese beiden Felder nicht besetzt werden, so daß der Schlüssel effektiv 14 Felder ausweist. In jedem Feld wurden 5 Größenklassen abge-

grenzt. Sie sollten das gesamte Spektrum möglicher Zahlen und Intensitäten von Skulpturelementen bei Süßwassergastropoden umfassen. Die Festlegung erfolgte erst, nachdem eine große Zahl von Schalen durchgesehen und die Skulpturelemente nach Zahl und Intensität erfaßt worden waren. Um eine gute Differenzierung und gleichmäßige Klassenhäufigkeit zu erzielen, wurde eine quasi logarithmische Einteilung der Klassen gewählt. Die 5 Größenklassen eines Feldes des Schlüssels sind mit Punkten von 1 bis 5 bewertet. Bei der Festlegung der Zahlenklassen waren außerdem phylogenetische Prozesse zu berücksichtigen: Skulpturentwicklung geht von einer großen Zahl schwacher, kleiner bzw. wenig intensiver Skulpturelemente aus und tendiert zur Verstärkung dieser Strukturen bei zahlenmäßiger Reduzierung. Daher müssen geringe Zahlen von Skulpturelementen mit den höchsten Punktwerten belegt werden. Bei den Intensitäten wurde zumeist das Verhältnis Höhe zu Breite der Skulpturelemente bewertet (z. B. $H > eB$) bedeutet Höhe größer dreifache Breite). Bei der Pigmentierung wurde nach Kontrast und Vielfalt eingeteilt, bei der Querschnittsform nach der Prägnanz der Winkelbildung. Schließlich mußten die Punktwerte aller Felder zusammengerechnet werden. Es bot sich an, innerhalb desselben Skulpturtyps Zahl (Z) und Intensität (I) jeweils zu multiplizieren und den daraus resultierenden Längs- (l) und Querwert (q) zu addieren.

$$(Z_l \times I_l) + (Z_q \times I_q) = \text{Skulpturtypen-Index (I bis IV)}$$

Die Werte der vier Skulpturtypen wurden nach Multiplikation mit dem phylogenetischen Gewichtungsfaktor addiert.

$$I + II + 2 \times III + 4 \times IV = \text{Skulpturindex}$$

Aufgrund dieses Schlüssels kann sich der Skulpturindex zwischen den Werten 12 und 300 bewegen. Obwohl der Entwurf dieses Bewertungsschlüssels der Komplexität des zu erfassenden Gegenstandes entsprechend kompliziert erscheinen mag, ist seine Anwendung leicht und schnell durchführbar. Der Vorteil dieses Verfahrens liegt in der Definition einer Indexberechnung, die objektivierbar ist und zu reproduzierbaren Werten führt. In der Definition der Bewertung sind morphogenetische Gesetzmäßigkeiten berücksichtigt. Der strittigste Punkt dürfte noch die Abgrenzung der Punktklassen sein sowie die Gewichtung der einzelnen Skulpturtypen. Diese Grenzen sind jedoch veränderbar, ohne die intraspezifische Vergleichsmöglichkeit des Skulpturindex wesentlich zu beeinflussen. Bei sehr komplexen Schalen mit deutlicher Hierarchie von Mustern, wie es oft bei marinen Spezies der Fall ist, erscheint eine Differenzierung nach diesem Schlüssel schwierig und verliert an Aussagekraft.

5.1.1.3. Anwendung

Für die Ermittlung des Skulpturindex einer Spezies wäre es an sich notwendig, von Populationen aus dem gesamten Verbreitungsgebiet jeweils einige Individuen zu bewerten und so einen Mittelwert zu bilden. Die Skulpturbewertung hat in vorliegender Arbeit jedoch nur das Ziel, einen Mittelwert der Schalskulpturindizes aller Spezies einer regionalen Fauna zu ermitteln. Dazu genügt es, von jeder Art einige Exemplare oder auch nur Abbildungen der Gehäuse vorliegen zu haben. Da für Sammlungen in der Regel tendenziell relativ große Schalen, aber wohl kaum die stärker skulpturierten Varianten von Population selektiv bevorzugt werden, ist auch kein systematischer Fehler zu erwarten, wenn nur Einzelexemplare aller Arten einer Fauna bewertet werden. Dasselbe dürfte wohl für die Auswahl von Vorlagen zu einer Abbildung in der faunistischen Literatur zutreffen. Die individuelle Abwei-

chung einzelner Gehäuse wird durch die Mittelwertbildung des Skulpturindex aus einer größeren Gesamtzahl von Arten einer Fauna ausgeglichen. Eine weitere Voraussetzung für die Skulpturbewertung ist die möglichst umfassende taxonomische und faunistische Bearbeitung der Fauna einer mehr oder weniger großen biogeographischen Region. Die Ergebnisse langjähriger Sammlungs- und Beschreibungstätigkeit und die Kenntnisse entsprechender Spezialisten müssen hier als beste zur Zeit verfügbare Datenbasis akzeptiert und genutzt werden. Dabei ist es unerheblich, ob die eine oder andere Spezies bei weiteren Nachforschungen hinzukommt oder als konspezifische Varietät mit einer anderen Art vereinigt werden muß. Völlig belanglos für die Fragestellung hier ist die Nomenklatur und systematische Zugehörigkeit der Arten zu höheren Taxa.

Die Datengrundlage zu einer großräumigen Skulpturbewertung limnischer Gastropoden ist in den letzten Jahren und Jahrzehnten durch voluminöse, integrative Monographien gelegt worden. Dabei ist zu nennen die „Limnofauna Europaea“ (ILLIES 1978), „Mollusks of Fresh and Brackish Waters of the U.S.S.R.“ (ZHADIN 1952) und „Freshwater Snails of Africa“ (BROWN 1980), die hier Verwendung fanden und eine Zusammenschau der gesamten Fauna von Afrika, Europa und eines großen Teils Asiens ermöglichten. Dabei zeigt sich wiederum die Eignung der Gruppe limnischer Arten des Taxons Gastropoda als geeignet für die holistische Sichtweise, da der Kenntnisstand hoch und der Artenumfang relativ gering ist.

Nach BOSS (1971) beträgt die Zahl bekannter limnischer Prosobranchierarten wenig mehr als 2000 und der Pulmonaten unter 1000, so daß heute weltweit etwa 3000 Arten von Süßwassergastropoden existieren. Die zitierte faunistische Literatur führt für Europa 571 Arten, Afrika 395 Arten und USSR 180 Arten an. Dies sind nach Abzug der den verschiedenen Gebieten gemeinsamen Spezies ca. 1050 Arten. In Europa sind von 571 Arten nur 104 von mehr als einem Fundorten eines Gebiets bekannt oder überregional verbreitet und nicht endemisch. Berücksichtigt man nun diese wichtigeren, weiter verbreiteten Arten unter Hinzunahme der Langzeitseen, so gelangt man auf eine Artenzahl von ca. 650 für die drei genannten kontinentalen Großräume. Dies ist eine Menge, für die die Beschreibung und Bewertung von Schalkskulptur zu bewältigen ist.

5.1.2. Der biogeographische Aspekt

5.1.2.1. Vergleich endemischer und ubiquitärer Faunen

Das Schema zur Skulpturbewertung sollte es ermöglichen, das Phänomen komplexer Schalkskulptur bei endemischen Gastropoden in Langzeitseen gegenüber weitverbreiteten Arten in der Umgebung mit einfacherer Skulptur zu quantifizieren. Dazu muß der mittlere Skulpturindex verschiedener lokaler Faunen ermittelt werden. Eine exemplarische Anwendung des Verfahrens ist in Tab. 22 für 45 Arten der in Deutschland vertretenen ubiquitären limnischen Gastropodenfauna vorgeführt. In gleicher Weise, aber ohne Darstellung der Rohdaten, wurden 53 endemische Arten des makedonischen Ohridsees als europäischem Langzeitsee aus eigenen Aufsammlungen bewertet. Für den afrikanischen Tanganyikasee wurden nach BROWN (1980) 26 Endemiten und 20 im See vorkommende ubiquitäre Arten getrennt bewertet. Die lokalen Skulpturindizes in Abb. 46 können bezeugen, daß die endemischen Faunen gegenüber den ubiquitären der Umgebung in der Tat eine deutlich komplexere Skulptur besitzen. Dabei sind die europäischen Faunen insgesamt schwächer skulpturiert als die jeweiligen afrikanischen.

Tab. 22. Exemplarische Ermittlung des Skulpturindex für Arten der Limnofauna Deutschlands. Vergleiche die nur qualitative Bewertung in Tab. 10.

Genus	Spezies	Pigment				Periostracum				Schale				Form		Skulptur- index	Größen- index
		längs		quer		längs		quer		längs		quer		längs			
		Z	I	Z	I	Z	I	Z	I	Z	I	Z	I	Z	I		
<i>Theodoxus</i>	<i>danubialis</i>	3	5	3	5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	40	7,9
<i>Theodoxus</i>	<i>fluviatilis</i>	3	4	3	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	34	7,1
<i>Theodoxus</i>	<i>transversalis</i>	4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23	6,9
<i>Viviparus</i>	<i>ater</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	33,0
<i>Viviparus</i>	<i>contectus</i>	4	2	1	1	4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	30	32,2
<i>Viviparus</i>	<i>viviparus</i>	4	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19	24,2
<i>Valvata</i>	<i>cristata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	1,7
<i>Valvata</i>	<i>pulchella</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	3,2
<i>Valvata</i>	<i>piscinalis</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	13	5,5
<i>Potamopyrgus</i>	<i>jenkinsi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,8
<i>Lithoglyphus</i>	<i>naticoides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	7,0
<i>Bythinella</i>	<i>alta</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	9,6
<i>Marstoniopsis</i>	<i>scholtzi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,1
<i>Bithynia</i>	<i>leachi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	3,9
<i>Bithynia</i>	<i>tentaculata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	8,4
<i>Aplexa</i>	<i>hypnorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	6,3
<i>Physa</i>	<i>acuta</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	8,5
<i>Physa</i>	<i>fontinalis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	6,7
<i>Lymnaea</i>	<i>stagnalis</i>	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	14	38,2
<i>Lymnaea</i>	<i>corvus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	15,9
<i>Lymnaea</i>	<i>glabra</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	6,9
<i>Lymnaea</i>	<i>truncatula</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	5,7
<i>Lymnaea</i>	<i>turricula</i>	1	1	1	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	15	13,7
<i>Lymnaea</i>	<i>auricularia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	21,4
<i>Lymnaea</i>	<i>peregra</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	15,5
<i>Myxas</i>	<i>glutinaosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	12,0
<i>Anisus</i>	<i>leucostomus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	24	3,2
<i>Anisus</i>	<i>spirorbis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,8
<i>Anisus</i>	<i>contortus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	3,2
<i>Anisus</i>	<i>vortex</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	24	3,4
<i>Anisus</i>	<i>vorticulus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	24	2,0
<i>Gyraulus</i>	<i>acronicus</i>	1	1	1	1	5	5	2	1	1	1	1	1	2	2	49	2,7
<i>Gyraulus</i>	<i>albus</i>	1	1	1	1	2	3	2	3	1	1	1	1	1	1	22	2,8
<i>Gyraulus</i>	<i>laevis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,7
<i>Gyraulus</i>	<i>riparius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	16	1,4
<i>Gyraulus</i>	<i>rossmaessleri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,3
<i>Gyraulus</i>	<i>crista</i>	1	1	1	1	2	1	3	5	1	1	1	1	2	2	39	1,0
<i>Segmentina</i>	<i>nitida</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	3	32	3,0
<i>Segmentina</i>	<i>complanatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	3	32	2,0
<i>Planorbarius</i>	<i>corneus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	20,2
<i>Planorbis</i>	<i>carinatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	5	48	4,5
<i>Planorbis</i>	<i>planorbis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	5	48	6,5
<i>Ancylus</i>	<i>fluviatilis</i>	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	14	4,2
<i>Ferrissia</i>	<i>wautieri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	2,1
<i>Acroloxus</i>	<i>lacustris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12	4,8

5.1.2.2. Schalenskulptur im euro-asiatischen Raum

Der exemplarische Vergleich lokaler Faunen im vorangegangenen Kapitel kann durch eine flächendeckende Darstellung regionaler Skulpturwerte fortgeführt werden. Dahinter stehen die Fragen, (1) wie sich Schalenskulptur bei limnischen Gastropoden in kontinentalen Dimensionen verhält, (2) ob der Ohridsee in Europa ein absolutes Maximum der Skulpturkomplexität darstellt und (3) wo die relativen Minima und Maxima liegen. Solche Berechnungen sind möglich, wenn Gesamtareale

Skulpturindex von Gastropodenfaunen geographische und ökologische Unterschiede

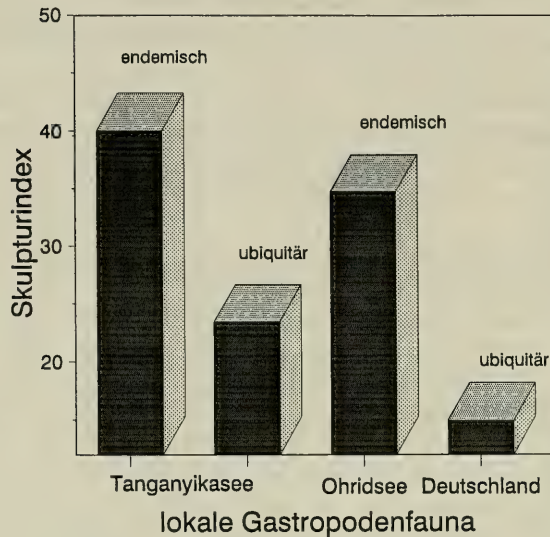


Abb. 46. Endemische Gastropoden in Langzeitseen sind stärker skulpturiert als ubiquitäre Arten derselben Fauna.

in biogeographische Faunenprovinzen aufgeteilt werden und die Verbreitung aller Gastropodenarten in diesen Provinzen bekannt ist. Dies leisten die Monographien von ILLIES (1978) und ZHADIN (1952), die Europa in 25 bzw. die Sowjetunion in 29 Regionen einteilen. Abb. 47 zeigt die der Limnofauna Europaea zugrunde liegenden Faunenprovinzen. Kleinasien und Nordafrika wurden hinzugenommen. Der Ohridsee ist innerhalb der Region 6 gelegen und wird hier als 28. Region gesondert dargestellt. Die Karte wurde mittels einer Schablone in ein isometrisches Raster mit $2,5^\circ$ geographischer Breite $\times$ $2,5^\circ$ geographischer Länge umgesetzt, was insgesamt $15 \times 28 = 420$ Felder ergab und von der 3D-Graphiksoftware in Abb. 48 mengenmäßig darstellbar war. Lage und Zusammenhang der einzelnen Regionen sind in Tab. 23 in gleichlautenden Zahlen (= Nummer der Region nach ILLIES) dargestellt. Die Küstenlinien Europas sind noch grob zu erkennen. Für ca. 100 Arten mit weiter Verbreitung wurde der Skulpturindex bestimmt. Aus der Verbreitungstabelle der „Limnofauna Europaea“ (ILLIES 1978) wurde für jede der 28 Regionen eine Faunenliste erstellt, die Artenzahl ermittelt und ein mittlerer Skulpturindex errechnet. Diese Werte wurden an entsprechende Rasterpunkte gesetzt und in einer dreidimensionalen Grafik dargestellt (Abb. 48). In derselben Weise wurde für das Gebiet der UdSSR nach den Verbreitungsangaben von ZHADIN (1952) und der Skulpturbewertung von 180 Spezies nach Abbildungen aus ZHADIN vorgegangen.

Für Europa besitzt der Ohridsee die höchste Artenzahl einer Region, die noch bedeutend höher läge, wenn die ubiquitären Arten der Seeumgebung mit hinzugenommen worden wären. Der Skulpturindex hebt sich drastisch von dem der übrigen Gastropodenfauna Europas ab. Der kleine See von 340 km² Fläche besitzt also nicht nur die höchste Artenzahl von limnischen Gastropoden, sondern auch das komple-

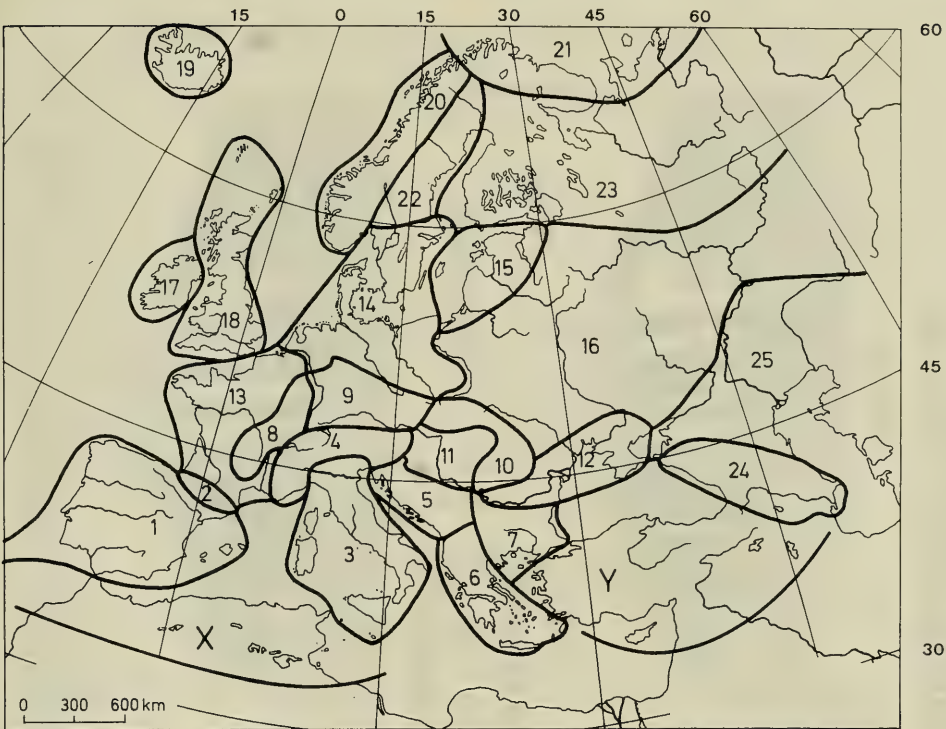


Abb. 47. Faunenprovinzen nach ILLIES (1978), deren Grenzen zur Berechnung lokaler Artenzahlen und Skulpturindices übernommen wurden.

Tab. 23. Geographisches Raster von Europa mit Sektoren von 2,5° geogr. Länge x 2,5° geogr. Breite und ihre Zuordnung zu Faunenprovinzen nach ILLIES (1978) (Abb. 47). Für jeden Sektor, d.h. jede Zelle der Tabelle wurden Artenzahl und Skulpturindex der Gastropodenfauna ermittelt und in Abb. 48 dreidimensional dargestellt.

Geograph. Breite	Länge [°]	25	20	15	10	5	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50																
	Quadr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
70,0	1																		20	20	20	21	21	21	21	21							
67,5	2			19													20	20	22	22	22	23	23	23	23	23				23	21	21	23
65,0	3		19	19	19												20	20	22	22	22	23	23	23	23	32	23	23	23	23	23	23	
62,5	4																20	20	22	22	22	23	23	23	23	32	23	23	23	23	23	23	
60,0	5																20	14	14	14			15	15	16	16	16	16	23	23	23	23	
57,5	6									18						14	14			15	15	15	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	
55,0	7								17	17						14	14	14	14	14	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	
52,5	8										18	18		13	14	9	9	14	14	14	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	25	25	
50,0	9										13	13	13	8	9	9	9	9	10	10	10	10	16	16	16	16	16	16	16	25	25	25	
47,5	10											13	8	4	4	4	4	11	11	11	10	10	12		12		25	25	25	25	25	25	
45,0	11									1		13	13	13	4		3		5	5	5	7	12						24	24	25	25	
42,5	12									1	1	1	1	2			3		3	3		28	7	7		27	27		27	24	24	25	
40,0	13										1	1	1	1						3		6	6		27	27	27	27	27	27	27	25	
37,5	14																											27	27	27			
35,0	15																											27	27	27			

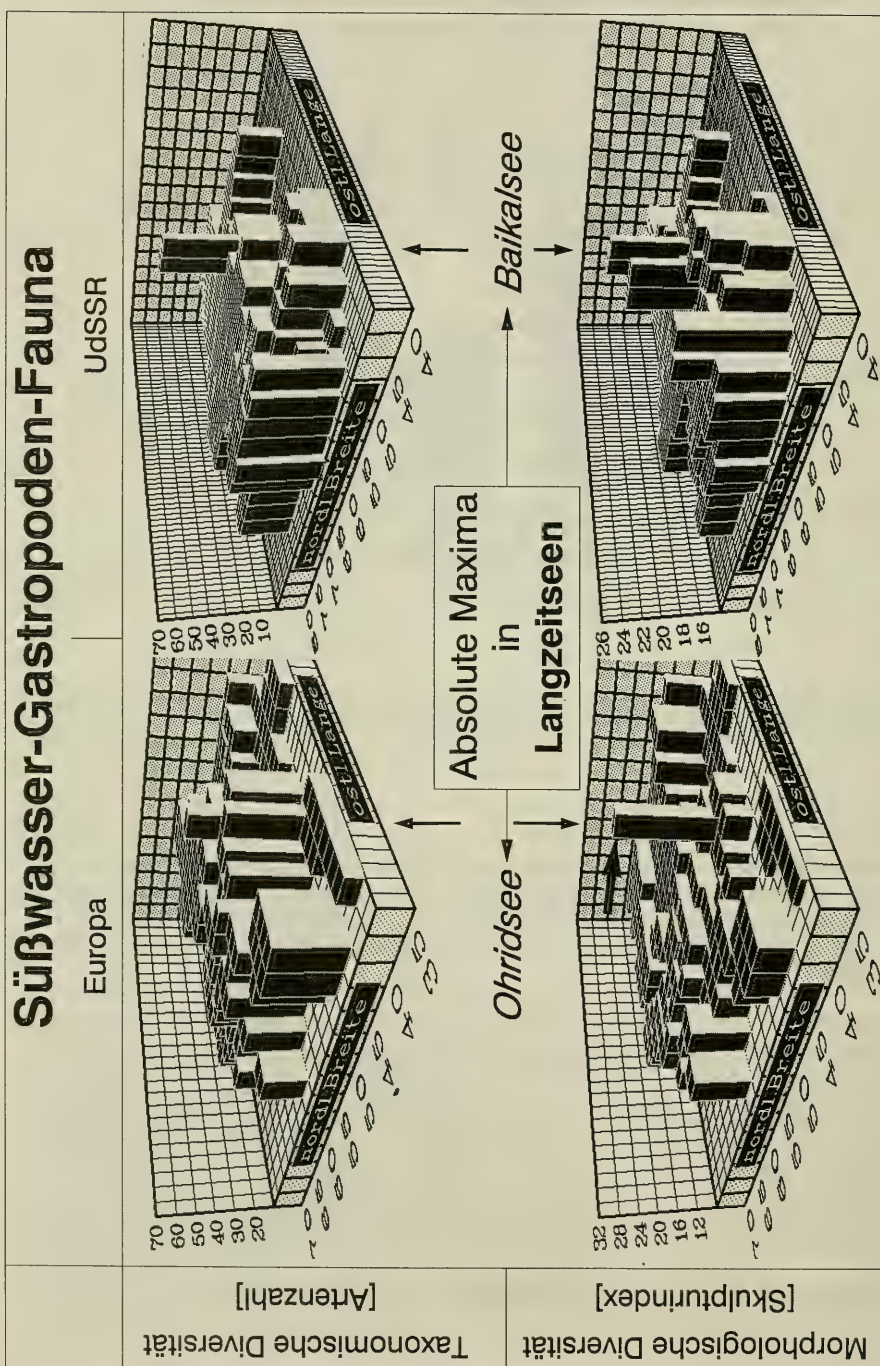


Abb. 48. Die kontinentale Verteilung von Artenzahl und Skulpturindex nach Auswertung von 100 Spezies in Europa (links) und 180 Spezies der UdSSR (rechts). Die absoluten Maxima der taxonomischen und morphologischen Diversität liegen in Position der Langzeitseen Ohrid und Baikal.

Süßwassergastropoden in Europa

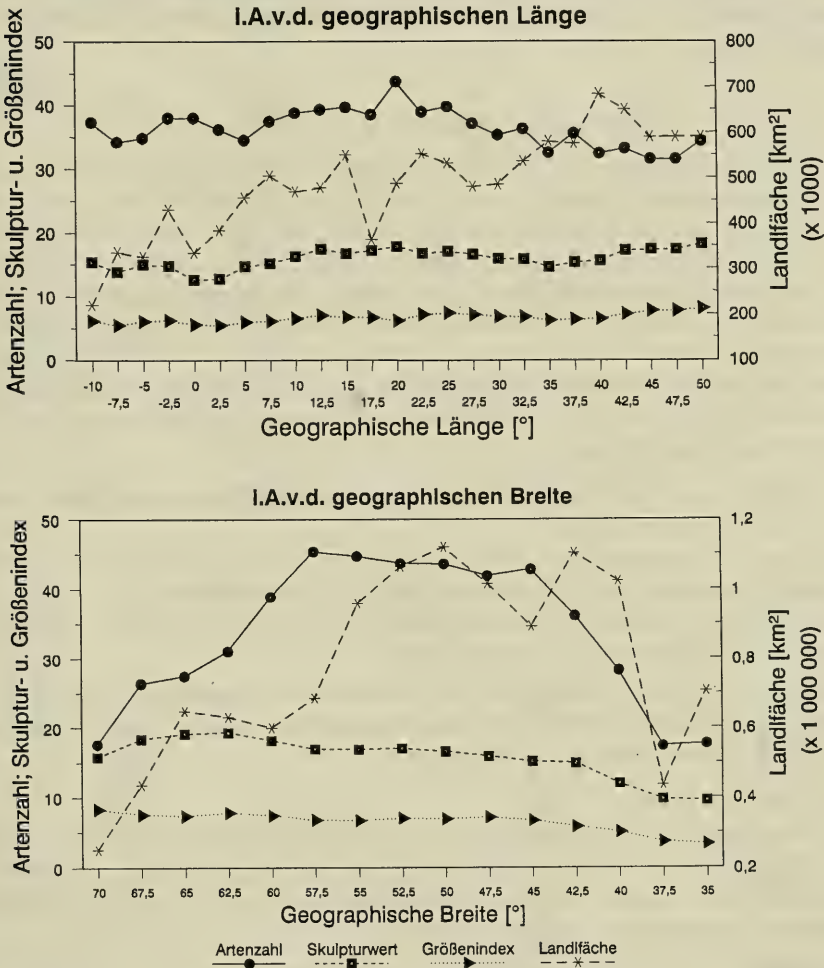


Abb. 49. Mittelwerte von 2,5°-Sektoren geographischer Länge (oben) oder geographischer Breite (unten) bezüglich Artenzahl, Skulptur- und Größenindex der Süßwassergastropodenfauna (vgl. Abb. 48) unter Hinzunahme der berücksichtigten Landfläche pro Sektor.

xeste Skulpturniveau in Europa, d. h. er zeigt die größte taxonomische und morphologische Diversität. Im Gebiet der UdSSR liegt die Region der maximalen Artenzahl im Baikalsee, der ebenfalls den größten Skulpturindex aufweist. Daneben zeigen auch die Gastropodenfaunen von Aralsee und der Azovsee höhere Skulpturwerte, allerdings bei niedrigerer Spezies-Diversität. Eine weitere Auswertung der Daten Europas erfolgte über die Mittelwerte von Artenzahl, Skulpturindex und Größenindex für geographische Breiten- und Längenzonen von jeweils 2,5° (Abb. 49). Der Größenindex wurde aus der Formel $(\text{Gehäusehöhe} \times \text{Gehäusebreite})^{1/2}$ für jede Art gewonnen. In Tabelle 22 sind die spezifischen Werte einiger Arten dargestellt. Bei der Artenzahl ist über die geogr. Breite als auch die geogr. Länge ein Maximum im

zentralen Bereich zu finden. Größen- und Skulpturindex nehmen sowohl von Süd nach Nord als auch von West nach Ost zu. Die geographische Position des Ohrid-sees prägt sich in Abb. 49 auch in der zonalen Mittelwertbildung von Skulptur und Artenzahl erhöhend aus.

5.1.3. Der paläontologische Aspekt

Die zeitliche Verbreitung von Schalenskulptur an einem gegebenen Ort beleuchtet den paläontologischen Aspekt des Problems. Es ist die konsequente und komplementäre Ergänzung zur Fragestellung des vorherigen Kapitels, in dem zeitliche Konstanz in der Gegenwart mit der räumlichen Variablen verknüpft wurde. Wie und unter welchen Umweltbedingungen entwickeln sich Schalenskulpturen innerhalb einer lokalen Biozönose von Süßwassergastropoden? Die paläontologische Dokumentation evolutiver Formenreihen ist nur in seltenen Fällen möglich. Es sollen hier drei der berühmtesten Beispiele behandelt und verglichen werden, die sich alle durch weitreichende morphologische Umwandlung, taxonomische Diversität und gute Fossilerhaltung auszeichnen:

- 1) Vivipariden aus dem Pliozän Sloweniens/ Nordost-Jugoslawien (NEUMAYR & PAUL 1875; FRANZ 1932).
- 2) Vivipariden, Melanopsiden und *Theodoxus* aus dem Plio-Pleistozän von Kos/ Ägäis (WILLMANN 1981; WILLMANN 1985; BÜTTNER 1982).
- 3) Planorbiden (*Gyraulus*) aus dem miozänen Kratersee von Steinheim/Süddeutschland (HILGENDORF 1867; MENSINK 1984).

Grundlage des Vergleichs sollen die Stammbaum-Darstellungen der Entwicklungsreihen sein, die in Abb. 50 zusammengestellt sind. Die Entwicklungstrends lassen sich folgendermaßen kurz beschreiben:

1. *Viviparus*/Slowenien

Die Stammpopulation ist unskulpturiert. Aus kegelförmigen Gehäusen entstehen durch Abplattung der Gewindeaußenseite zunächst stufenförmige Gewinde. Aus den Winkeln gehen zugleich Wülste hervor, die sich schließlich in mehr oder weniger ausgeprägte Knotenreihen auflösen.

2. Kos/Ägäis

a) *Viviparus*: Die Entwicklung verläuft analog zu den slowenischen Vivipariden, jedoch wird das letzte Stadium einer Knotenbildung nicht erreicht.

b) *Melanopsis*: Die Stammpopulation ist unskulpturiert. Spätere Populationen entwickeln Spiralarippen, die sich zunehmend verdichten, bis schließlich ein longitudinaler Wulst in der Nähe der Sutur erscheint.

c) *Theodoxus*: Die Stammpopulation hat einen runden Windungsquerschnitt, der im Lauf der Zeit 2–3 Ausbuchtungen entwickelt.

3. *Gyraulus*/Steinheim

Aus einer Stammpopulation mit glatten Schalen und gerundetem Querschnitt entwickeln sich Gehäuse mit drei Wülsten und polygonalem Querschnitt. Das Gewinde transformiert sich gleichzeitig von der planorbiformen in die trochiforme Spirale. Dieser Entwicklungstrend wiederholt sich noch ein zweites Mal, wenngleich weniger stark ausgeprägt. Eine ausführliche Beschreibung der Skulpturenentwicklung erfolgte in Kapitel 4.4.1.7., die der Formentwicklung in 4.5.2.

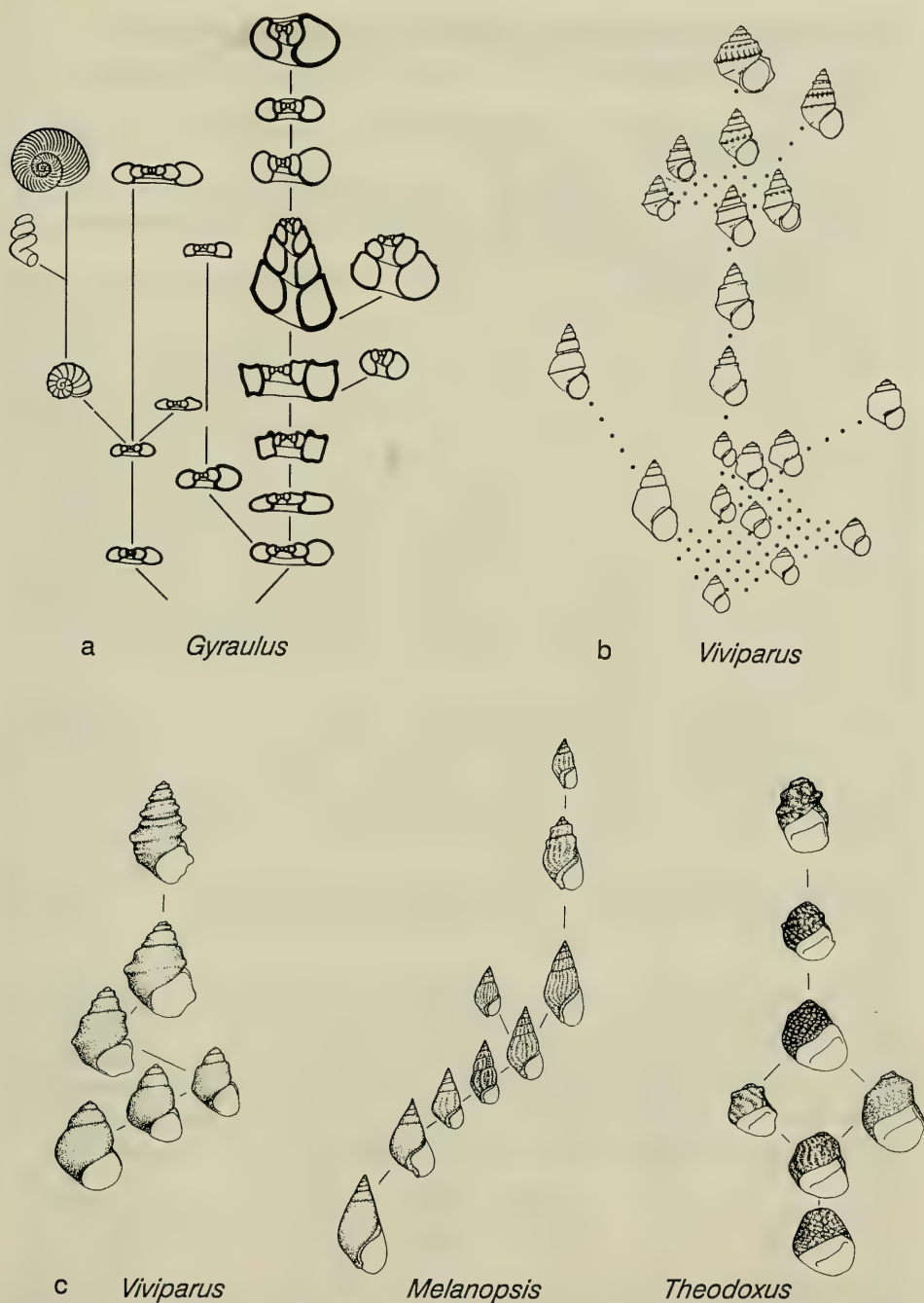


Abb. 50. Phylogenetische Reihen von Süßwassergastropoden. a) *Gyraulus* (Steinheim; Miozän), b) *Viviparus* (Nordost-Jugoslawien; Pliozän), c) *Viviparus*, *Melanopsis*, *Theodoxus* (Kos/Ägäis; Plio-Pleistozän). Alle Entwicklungen gehen von einfachen Formen zu komplexer Schalkulptur. a aus HILGENDORF (1879); b aus FRANZ (1932); c aus WILLMANN (1985); verändert.

Der Vergleich der Entwicklungsreihen führt zu folgendem Ergebnis:

- Alle 5 Entwicklungsreihen der 3 Fundorte beginnen mit unskulpturierten Stammarten.
- Die Schalensulptur entwickelt sich bei allen Formenreihen mit in der Regel zunehmender Komplexität.
- Innerhalb einer Zönose entwickeln verschiedene Gattungen verschiedenartige Skulptur. Auf Kos z. B. bilden gleichzeitig Vivipariden longitudinale und Melanopsiden kommarginale Skulpturen aus.
- An unterschiedlichen Orten, z. B. auf Kos und in Slowenien, bildet die gleiche Gattung *Viviparus* ähnliche Skulpturmuster aus.
- Mit der Differenzierung der Skulptur geht eine Aufspaltung in verschiedene Formengruppen einher, die als Speziation angesehen werden kann.

Die nur qualitative Betrachtung der Skulpturentwicklung der oben beschriebenen Entwicklungsreihen erlaubt Aussagen, die für die Belange vorliegender Arbeit bereits ausreichen, so daß auf die Ermittlung eines Skulpturindex verzichtet werden konnte. Der diachrone Vergleich der Skulptur in Evolutionsreihen (relative Komplexität) kann außerdem viel leichter durchgeführt werden als die absolute Bewertung verschiedener Skulpturtypen bei Spezies ohne phylogenetischen Zusammenhang. Für *Viviparus* von Kos führte BÜTTNER (1982) eine Differenzierung von 10 Skulpturtypen (mit Frequenzanalysen) durch, die zusätzliche Aussagen über Zeiten beschleunigter Entwicklung erlaubt, im übrigen aber die oben erläuterten qualitativen Beobachtungen bestätigt.

Die hier vorgestellten Entwicklungsreihen wurden wegen ihrer vollständigen Dokumentation über lange Zeiträume ausgewählt. Zahllose weitere Beispiele komplexer Schalensulptur fossiler Arten und Faunen finden sich in der Literatur. Im ausgehenden Tertiär bildeten komplexe Gastropoden in ausgesüßten, isolierten Becken der Paratethys (STEININGER & RÖGEL 1985) den Regelfall (WENZ 1942; FUCHS 1870 a, b; PAVLOVIC 1911; NEUMAYR 1880; NEUMAYR & PAUL 1875). Für alle Biotope eine physikalische oder biologische Gemeinsamkeit zu finden, die diese Entwicklungstrends bedingen könnte, ist bislang noch nicht gelungen (WILLMANN 1985).

Der Komplexitätsgrad der Schalensulptur in der Endphase dieser Biozönosen-Entwicklung entspricht dem in vorigen Kapiteln beschriebenen, heute ausschließlich in Langzeitseen festgestellten Befund. Eine Fortdauer der betreffenden Habitate über Jahrtausende ist sehr wahrscheinlich, so daß die entscheidende Gemeinsamkeit der rezenten und fossilen Vorkommen hoher Skulpturkomplexität von Gastropodenschalen in der Langzeit-Stabilität der Biotope liegen könnte.

5.2. Der Lebensraum

5.2.1. Seen

Süßwassermollusken kommen in den unterschiedlichsten Typen von Gewässern vor, am artenreichsten jedoch in Tümpeln, Teichen und Seen. Größere, stehende Gewässer zeichnen sich in der Regel durch stabilere abiotische Faktoren aus als kleine Fließgewässer. Eine Biozönose von Gastropoden wird wesentlich durch die Konstanz des Biotops beeinflusst. Die ökologisch relevanten Faktoren sind in stehenden Binnengewässern zudem leichter zu erfassen als in fließenden. Seen als Lebensraum von Gastropoden soll deshalb in folgender Betrachtung ein besonderes

Tab. 24. Artenbestand an Gastropoden in 25 Seen des Ostalpenraumes (nach GASCHOTT 1927) vor der durch Eutrophierung hervorgerufenen ökologischen Revolution (vgl. Abb. 24).

Lymnaea stagnalis					Planorbis carinatus					Physa fontinalis																
Radix auricularia					Anisus leucostomus					Valvata piscinalis																
Radix ampla					Anisus spirorbis					Valvata cristata																
Radix ovata					Anisus vorticulus					Valvata pulchella																
Radix peregra					Bathyomphalus contortus					Bithynia tentaculata																
Galba palustris					Gyraulus albus					Viviparus conlectus																
Galba truncatula					Armiger crista					Bythinella alta																
Ancylus fluviatilis					Hippeutis complanatus					Acrolloxus lac.																
Nr.	See	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	Summe
1	Achensee				1					1				1	1				1		1	1				7
2	Alpsee	1		1			1	1						1	1				1	1	1	1				10
3	Ammersee	1	1	1	1		1	1		1				1		1			1	1	1	1	1			13
4	Bodensee	1	1	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1		19
5	Brennersee					1				1					1											3
6	Chiemsee	1	1	1	1		1	1		1				1	1	1						1	1			12
7	Facker See				1			1	1	1					1				1	1		1	1	1	1	10
8	Hofstätter See						1			1												1				3
9	Kochelsee	1				1	1			1	1			1	1				1	1						9
10	Königssee				1		1			1	1			1	1		1		1	1						9
11	Millstätter See		1												1				1			1				4
12	Ossiacher See				1		1	1		1					1		1									6
13	Pilsensee	1	1	1						1					1				1			1	1			8
14	Schleensee	1	1				1			1													1			5
15	Schliersee		1		1			1											1	1		1				6
16	Simsee	1	1	1	1		1			1				1		1	1		1	1		1	1	1	1	14
17	Spitzingsee	1	1			1		1							1				1	1	1					8
18	Staffelsee	1	1	1			1			1	1	1			1	1			1			1	1	1		12
19	Tegernsee		1		1	1				1					1				1	1		1	1			9
20	Waginger See	1	1	1	1		1	1	1	1				1					1	1	1					11
21	Walchensee	1		1	1		1	1	1	1				1	1	1	1	1	1	1	1	1				14
22	Wallersee	1		1	1		1	1	1	1				1	1				1	1	1	1				11
23	Wörthersee	1	1		1	1	1	1	1	1	1			1	1	1			1	1		1	1	1	1	16
24	Wörthsee	1	1				1			1					1				1	1		1	1	1		9
25	Würmsee	1	1	1	1		1	1	1	1	1			1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	17
Summe		16	15	12	14	5	17	13	4	21	4	1	3	10	21	7	6	4	20	15	2	20	10	1	4	

Tab. 25. Physiographische Daten zu den in Tab. 24 genannten, faunistisch untersuchten Seen.

Nr.	See	Geogr. Br.		Höhe ü. NN [m]	Areal [km²]	T max. [m]	Umfang [km]	Artenzahl
		[°]	[']					
1	Achensee							7
2	Alpsee	47	35	811	0,9	59	4,8	10
3	Ammersee	48		534	47,0	82	43,0	13
4	Bodensee	47	36	395	538,0	252	284,0	19
5	Brennersee							3
6	Chiemsee	47	50	518	80,0	73	68,0	12
7	Facker See	46	42	560	2,3	30	7,5	10
8	Hofstätter See							3
9	Kochelsee	47	38	600	6,0	65	11,7	9
10	Königssee	47	33	602	5,2	188	18,5	9
11	Millstätter See	46	47	580	13,0	141	27,0	4
12	Ossiacher See	46	44	490	11,0	46	27,0	6
13	Pilsensee	48	1	535	1,9	16	6,2	8
14	Schleensee							5
15	Schliersee	47	45	778	2,2	37	6,8	6
16	Simsee	47	50	471	6,5	22	14,0	14
17	Spitzingsee							8
18	Staffelsee	47	40	648	7,7	35	16,8	12
19	Tegernsee	47	45	725	9,1	71	23,0	9
20	Waginger See	47	57	443	9,0	27,5	26,0	11
21	Walchensee	47	36	802	16,0	196	29,0	14
22	Wallersee	47	55	504	6,4	23	15,0	11
23	Wörthersee	46	43	439	19,0	84	45,0	16
24	Wörthsee	48	2	560	4,5	33	5,9	9
25	Würmsee	47	55	584	57,0	123	48,0	17

Physiographie und Gastropodenfauna Seen im Ostalpenraum

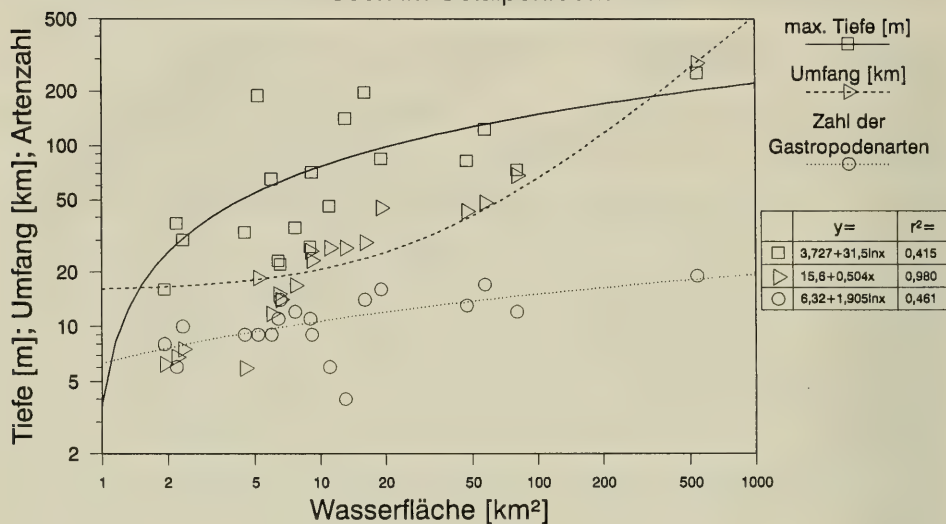


Abb. 51. Die Artenzahl nimmt mit der Seegröße zu.

Augenmerk geschenkt werden, zumal sich bei der Analyse der Skulptur-Verbreitung dieser Gewässertyp als Langzeitbiotop durch außergewöhnlich hohe Skulpturkomplexität hervorhob. Einige Daten zur Physiographie von Seen wie ihre geographische Lage und Einordnung in eine Klimazone, ihre Oberfläche und Tiefe sollen hier vergleichend dargestellt und mit der Artenzahl ihrer Gastropoden in Zusammenhang gebracht werden.

In der heutigen Zeit wäre ein Vergleich zwischen natürlicher Fauna und Physiographie infolge zunehmender Umweltbelastung und der damit verbundenen Faunenveränderung für evolutionsbiologische Belange nahezu wertlos. Der Artenschwund in Seen des Voralpenraumes wird offensichtlich beim Vergleich der lebenden Arten mit der in Schalen erhaltenen, subrezentenen Fauna (Abb. 24). Deshalb wird hier auf eine ältere faunistische Bestandsaufnahme von 25 Seen der Ostalpen nach GASCHOTT (1927) zurückgegriffen. Der damalige Artenbestand vor der anthropogenen Eutrophierung wurde in Tab. 24 nach Listen von GASCHOTT (1927) zusammengestellt. Einige Daten zur Physiographie dieser Seen wurden aus dem klassischen Werk von HALBFASS (1922) entnommen und zusammen mit der Artensumme in Tab. 25 aufgeführt. Diese Seen liegen auf relativ engem Raum zwischen ca. 400 und 800 m Meereshöhe und sind deshalb derselben Faunenprovinz und Klimazone zugehörig. Abb. 51 zeigt verschiedene Parameter in Abhängigkeit von der Oberfläche der Seen. Umfang und Fläche sind logischerweise streng korreliert, so daß beide Parameter die „Größe“ eines Sees äquivalent beschreiben. Dieser Wert ist für die Abschätzung der Größe des Habitats der Fauna wichtig. Die Hauptmasse der Gastropoden sind benthische Bewohner einer Tiefenzone vom Ufer bis an die Untergrenze der photischen Zone, die in unseren heimischen Seen heute bei 5 bis 20 Metern Tiefe liegt. Für die Abschätzung ihres Lebensbereiches ist deshalb eher der Umfang als die Fläche eines Sees relevant. Diese Feststellung ist wichtig für die Bewertung der Seentiefe: Da es

Tab. 26. Physiographische Daten von Langzeitseen, sowie deren Gastropodenfauna.

Name	Geogr.Br. [±°]	Höhe ü.NN [m]	Areal [km²]	T max. [m]	Umfang [km]	Artenzahl	Endemism. [%]
Titicaca	-16	3812	7600	281	800	26	76
Tanganyika	-3	782	34000	1470	1900	55	56
Baikal	54	462	31500	1741	2200	72	76
Biwa	35	86	675	104	280	24	37
Ohrd	41	698	340	286	83	75	76
Inlé	20	800	20	7		25	40

keine ausgesprochene Tiefenfauna gibt, ist die maximale Seetiefe, wenn sie weit unterhalb der Verbreitungstiefe der meisten Arten liegt, für Gastropoden relativ unbedeutend. Auch physiographisch hat die Tiefe der genannten Seen zur Fläche keine besonders gut korrelierte Beziehung ($r^2 = 0,415$).

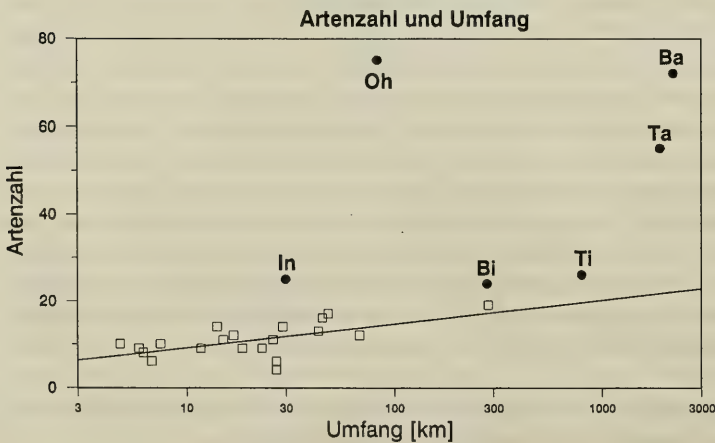
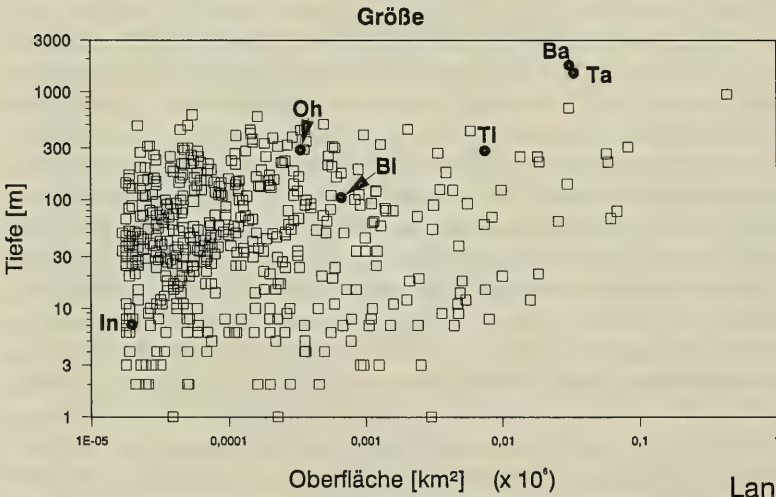
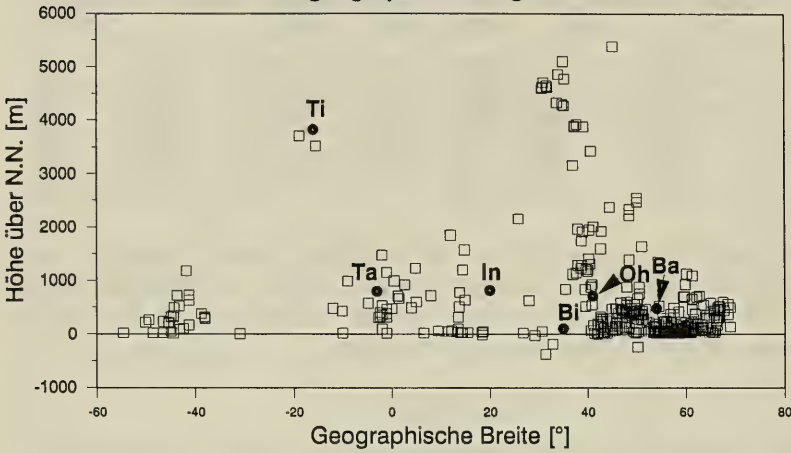
5.2.2. Langzeitseen

Das Ziel dieses Kapitels ist es, einige physiographische Daten von Langzeitseen (Tab. 26) mit den entsprechenden Eigenschaften „normaler Seen“ zu vergleichen. Dazu wurden aus dem umfangreichen Tabellenwerk von HALBFASS (1922) alle Seen der Erde mit einer Fläche von mehr als 17 km² (insgesamt mehr als 500) ausgewählt. Die geographische Position als Meereshöhe gegenüber geographischer Breite zeigt Abb. 52 (oben). Die Häufung in tropischen und gemäßigten Breiten ist offensichtlich. Die sechs bekannten Langzeitseen sind dabei nach Meereshöhe und geographischer Breite recht gleichmäßig verteilt. Sie weisen also keine klimatisch bevorzugte Lage auf. Die Untersuchung der Skulpturindizes erfolgte sowohl bei dem am weitesten nördlich gelegenen Baikalsee als auch beim Tanganyikasee mit der niedrigsten geographischen Breite. Das Streudiagramm der Seetiefe mit der Fläche (Abb. 52, mitte) zeigt weltweit eine ähnlich geringe Abhängigkeit wie schon bei den Seen im Ostalpenraum in Abb. 51 festgestellt. Die Langzeitseen gehören überwiegend zu den relativ großen und tiefen Seen, mit dem Baikalsee und dem Tanganyikasee auch zu den tiefsten der Erde. Dies hat geologische Gründe. Beide Seen liegen in Grabenbruchzonen, die auch für die lange Lebensdauer der Gewässer verantwortlich sind. Größe und Tiefe sind jedoch keine notwendige Bedingung für Langzeitseen, wie der kleine und flache Inlésee beweist. Ein enger Zusammenhang zwischen Tiefe oder Fläche von Seen und Artenzahl ist also nicht gegeben, zumal es umgekehrt genügend Seen gibt, die sehr tief und groß sind, und dennoch keine besonders artenreiche oder gar stark skulpturierte Gastropodenfauna aufweisen. Vergleichend zeigt Abb. 52 (unten) das Verhältnis Artenzahl zu Seeumfang für die Langzeitseen und für junge Glazialseen des Ostalpenraumes aus Abb. 51. Besonders im Ohridsee, der klimatisch gut mit den ostalpinen Seen vergleichbar ist, leben viele Arten auf kleinem Raum.

Nach der Erörterung der Topographie und der klimatischen Konsequenzen muß schließlich auch noch nach hydrochemischen Besonderheiten gefragt werden. Langzeitseen sind zur Zeit Binnengewässer mit positiver Wasserbilanz ohne erhöhte Salinität oder besonderen Ionengehalt. Lediglich die Karbonathärte ist unterschiedlich hoch. Die thermischen Mischungstypen reichen vom dimiktischen bis zum mero-miktischen Typ.

Nach diesem physiographischen Vergleich bleibt für alle Langzeitseen keine verbindliche, abiotische Gemeinsamkeit außer ihrer langen Existenz.

Vergleich von Langzeitseen und sonstigen geographische Lage



Langzeitseen

- Ba = Baikal
- Bi = Biwa
- In = Inlé
- Oh = Ohrid
- Ti = Titicaca
- Ta = Tanganyika

Seen im
Ostalpenraum

5.2.3. Paläo-Langzeitseen

Die Existenzdauer eines Gewässers war für die Paläolimnologie bislang kein Punkt von Interesse. Deshalb gab es bisher auch keine vergleichende Bearbeitung von Paläo-Langzeitseen. Die Lebensdauer von Seen mit einigen 100 000 Jahren und mehr ist im paläontologischen Maßstab nichts Besonderes und mit immer weiter zurückliegender Position in der Erdgeschichte erscheint sie auch zur seither verstrichenen Zeit relativ unbedeutend. Biologisch gesehen ist aber gerade umgekehrt das geologische Alter belanglos. Für die endemische Evolution von Organismen ist neben der absoluten Zeitdauer die Stabilität der abiotischen Verhältnisse in einem Rahmen, der Arten oder Artengemeinschaften physiologisch überleben läßt, eine notwendige Bedingung. Für Wassertiere bedeutet im allgemeinen das Austrocknen des Biotops – gleich für welche Dauer – das Ende jeder Entwicklungsmöglichkeit und den Verlust des Genpools. Dasselbe kann auch eine periodische Erhöhung der Salinität durch Eindunstung infolge von Klimaschwankungen bewirken. Die in vorliegender Arbeit behandelten Langzeitseen von Steinheim, der Paratethys und auf Kos waren nachweislich auch vor ihrem endgültigen Trockenfallen Umweltveränderungen ausgesetzt, welche die Toleranz einiger endemisch entstandener Arten von Gastropoden überforderten und zu ihrem Aussterben führten. Für den isolierten Kratersee von Steinheim kann Meerwassereinbruch, wie er in den beiden anderen Biotopen auftrat, ausgeschlossen werden. Seine Seegeschichte ist relativ einfach, weil die „Randbedingungen“ als Folge eines Meteoreinschlages eindeutig bekannt sind, im Gegensatz zu der permanent wechselnden Grenze zwischen limnischer und mariner Fazies bei Seen im Bereich epikontinentaler Transgressionen. Dennoch gab es auch im Steinheimer See eine Eindampfungsphase mit erhöhtem Mineralgehalt des Seewassers. Sie hat die Fauna zwar nicht gänzlich vernichtet, führte aber zum Aussterben einzelner Arten wie dem divergentesten Vertreter der Evolutionsreihe, *Gyraulus trochiformis*, der wahrscheinlich auch der spezialisierteste war. Der See im zeitgleichen Krater des Nördlinger Rieses mit einer vermuteten Existenz von über 3 Mio. Jahren (JANKOWSKI 1981) erfüllte für keine Organismengruppe die Bedingungen der Langzeit-Stabilität, weil Wasserstand und Salzgehalt stärkeren Schwankungen unterlagen. Er ist deshalb zwar ein Langzeit-See, kann jedoch nicht als Langzeit-Biotop bezeichnet werden.

Bei Paläo-Langzeitseen sind Einzelheiten der Sedimentologie, Klima- und Seegeschichte zu wenig bekannt, um alle für rezente Langzeitseen aufgestellten Kriterien vergleichend überprüfen zu können. Es gibt aber auch bei Paläo-Langzeitseen keine physiographischen Gemeinsamkeiten, die als Ursache des Evolutionsgeschehens gedeutet werden könnten.

Abb. 52. Über 500 Seen nach HALBFASS (1922) mit einer Fläche von mehr als 17 km² wurden als „normale“ Seen den sechs Langzeitseen gegenübergestellt. Weder nach ihrer geographischen Breite noch ihrer Meereshöhe (oben) nehmen diese Seen eine Sonderstellung ein. Mitte: Bezüglich Tiefe und Fläche sind sowohl einige der größten Seen (Baikal, Tanganyika), andererseits der kleine, flache Inlensee dabei. Unten: Langzeitseen besitzen meist eine hohe Artenzahl von Gastropoden, selbst wenn man deren Abhängigkeit von der Seegröße mit berücksichtigt. Die Vergleichbarkeit der Langzeitseen mit den Seen der Ostalpen ist jedoch streng genommen nur für Seen entsprechender geographischer Lage gegeben, z. B. für den Ohridsee.

Endemische Evolution

Trends bei Skulptur und Volumen

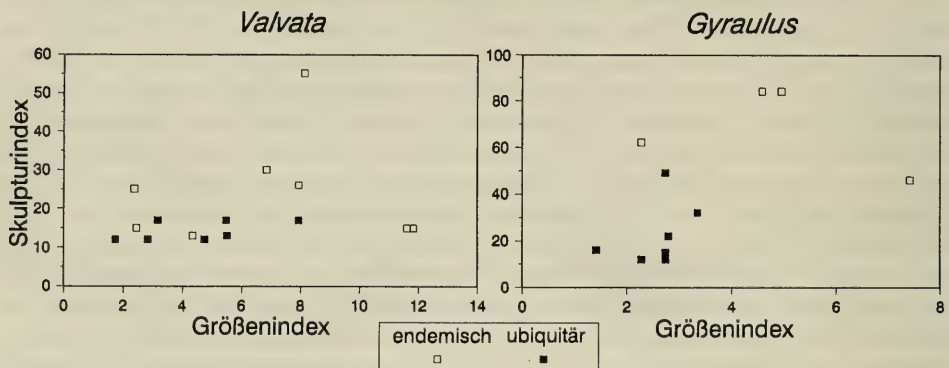


Abb. 53. Der Vergleich von Skulptur und Größe bei Endemiten und Ubiquisten der Gattungen *Valvata* und *Gyraulus* in Eurasien zeigt das Maximum, aber auch breitere Streuung bei der Gruppe der Endemiten.

5.3. Ökologische Beziehungen zu Schalenmerkmalen

5.3.1. Körpergröße

Ähnlich wie bei der Skulpturkomplexität besteht bei Süßwassergastropoden auch eine Beziehung zwischen Körpergröße und Umwelt. Deshalb soll sie in die Untersuchung mit einbezogen werden. In verschiedenen Biotopen wird von Gastropoden eine sehr unterschiedlich maximale Körpergröße erreicht. Die größten Vertreter der Klasse entstammen marinen Lebensräumen, wogegen die meisten Süßwassergastropoden relativ kleinwüchsig bleiben. In Langzeitseen sind endemische Arten aber oft größer als ubiquitäre Verwandte der jeweiligen Gattung.

Körpergröße läßt sich auf verschiedene Weise definieren. Bei gehäusetragenden Gastropoden werden zumeist Höhe und Breite der Schale als Maß verwendet. Auf diese beiden Größen hat die Schalen-Geometrie einen starken Einfluß. Eine Größenabschätzung, die sich an der Biomasse orientiert, muß volumenbezogen sein. Dafür ist die Quadratwurzel aus dem Produkt von Gehäusehöhe und -breite (POLLARD 1975) eine bessere Annäherung (vgl. auch Abb. 49 und Tab. 22). Dieser Größenindex wurde in Abb. 53 gegen den Skulpturindex aufgetragen. Es sind 11 Arten der Gattung *Gyraulus* und 15 Valvatiden ausgewertet und in jeweils eigenen Diagrammen, getrennt nach endemischen und ubiquitären Arten, dargestellt worden. Die Endemiten der Langzeitseen sind nicht nur meist stärker skulpturiert, sondern stellen auch die größten Arten gegenüber Ubiquisten. Allerdings gibt es vor allem bei Valvatiden auch kleine, schwach skulpturierte Endemiten. Die endemischen Arten weisen also eine breitere Streuung von Größe und Skulpturierung auf.

Die Entwicklungsreihe der Steinheimer Schnecken zeigt bezüglich der Schalengröße ebenfalls interessante Tendenzen. In Abb. 40 läßt sich die Größe an den Innenflächen der Gehäusequerschnitte bestimmen. So gesehen ist die Stammart *Gyraulus kleini* so groß wie rezente ubiquitäre Gyrauli. Mit der Evolution von *Gyraulus steinheimensis* über *Gyraulus sulcatus* bis zu *Gyraulus trochiformis* erfolgt

eine kontinuierliche Gehäusevergrößerung, parallel zur Skulpturverstärkung. Der zweite Entwicklungszyklus (nach der *trochiformis*-Zeit) beginnt mit dem kleinen, skulpturarmen *Gyraulus oxystoma* und endet mit dem relativ großen, wulsttragenden *Gyraulus supremus*. Man darf jedoch bei der Größenanalyse nicht nur die Hauptlinie betrachten, sondern muß auch die sogenannten Nebenreihen mit mehreren Arten relativ niedriger Individuendominanz mitberücksichtigen. Diese sind im Gegenteil einer Größenabnahme unterworfen. Somit zeigt der gesamte Stammbaum der Schnecken der Steinheimer Entwicklungsreihe einen Prozeß der Größendiversifizierung mit einer Individuendominanz der großwüchsigen und einer Artdominanz kleinwüchsiger Arten. Dies ergibt bei der Arthäufigkeit pro Größenklasse eine schiefe, links-steile Verteilung. Genau dieses Bild zeigen auch die rezenten Valvatiden aus Langzeitseen. Die evolutive Tendenz zunehmender Körpergröße wird auch Cope'sche Regel genannt. Sie wird von STANLEY (1973) diskutiert und spezifiziert als evolutives Anwachsen der mittleren Größe mit linkssteiler Häufigkeitsverteilung des Taxons.

Als mögliche adaptive Vorteile gesteigerter Größe werden genannt und kommen für Süßwassermollusken in Frage:

- bessere Resistenz gegen Räuber
- größere Fortpflanzungsleistung
- breitere Nahrungspalette
- erhöhte individuelle Lebenserwartung

RENSCH (1932) zeigte für Landgastropoden, daß maximale Körpergröße im Verbreitungsoptimum der Art erreicht wird und zu den Rändern des Artareals abfällt. Unzulässig ist die Verknüpfung mit der Bergmann'schen Regel (Größenzunahme infolge Abkühlung des Klimas) (BÜTTNER 1982: 22), denn sie gilt selbstverständlich nur für homoiotherme Tiere.

Eine direkte physiologische Abhängigkeit zwischen Skulptur- und Größen-Entwicklung kann aus ihrer parallelen Tendenz sicher nicht abgeleitet werden. Jedoch wird eine Verknüpfung über die genannten ökologischen Faktoren und Beziehungen zur Umwelt zu erörtern sein.

5.3.2. K- und r-Strategie

DOBZHANSKY (1950) machte darauf aufmerksam, daß die natürliche Selektion, in Abhängigkeit von der Stabilität des Biotops, in den Tropen möglicherweise nach ganz anderen Prinzipien wirkt als in gemäßigten Breiten. Dafür prägten MAC ARTHUR & WILSON (1967) die Begriffe „K-Selektion“ und „r-Selektion“. Die K-Selektion sollte in stabilen Biotopen nahe der Tragfähigkeit Eigenschaften hervorbringen wie (PIANKA 1970; STEARNS 1978):

- lange Entwicklungszeit mit später Geschlechtsreife,
- geringe Reproduktionsrate mit wenigen großen Jungen,
- Brutfürsorge,
- niedrige und populationsdichteabhängige Mortalitätsrate,
- Langlebigkeit über mehr als ein Jahr mit Überlappung der Generationen,
- mehrfache Fortpflanzung pro Generation,
- hohe Nahrungs-Assimilationsrate,
- Spezialisierung und
- Effizienz

Biologie und r-K-Spektrum von *Gyraulus*

Verbreitung	Spezies	Parameter					Bewertung
		Reproduktionsrate	Nahrungsspektrum	Lebensdauer	Körpergröße	Skulpturindex	r-K-Spektrum
ubiquitär	<i>G. chinensis</i>	täglich	omnivor	1 J.	2,3	12	
	<i>G. laevis</i>	mehrt. jährl.			2,3	12	
	<i>G. albus</i>			1,5 J.	3,5	22	
	<i>G. acronicus</i>				3,7	49	
endemisch	<i>G. lychnidicus</i>	einf. jährl.		3,5 J.	4,9	84	
	<i>G. trapezoides</i>		bakteriovor			84	

Abb. 54. K-r-Spektrum von *Gyraulus*.

Es lassen sich unterschiedliche Lebenszyklus-Strategien ableiten (CALOW 1978; STEARNS 1978), die beispielsweise bei Gastropoden von CALOW (1981) mit *Lymnaea peregra* in relativ unbeständigen (wellenbewegtem Ufer oder Flüssen) versus stabilen Biotopen (stehende Gewässer, Teiche) nachgewiesen wurden.

Jede Spezies nimmt eine bestimmte Position in einem r-K-Kontinuum ein. Süßwassergastropoden sind meist r-Strategen, da limnische Biotope eher kurzlebig und instabil sind. Die hier herausgestellten Langzeitseen bilden jedoch das Maximum an Biotopkonstanz und es liegt die Vermutung nahe, daß die dort evoluierten Arten eher K-selektioniert sind. Ein eindeutiger Zusammenhang zwischen K-selektiven Eigenschaften und Skulpturierung schien deshalb von Interesse. Für die Gattung *Gyraulus* können die in Abb. 54 dargestellten Beobachtungen gemacht werden.

Sechs *Gyraulus*-Spezies, deren Autökologie aus eigener Laborkultur hinreichend bekannt war, wurden nach zunehmender Schalenskulpturierung in Abb. 54 angeordnet. Es ergibt sich eine Aufteilung von oben nach unten in 4 paläarktisch ubiquitäre und 2 endemische Arten des Ohridsees. Für alle 5 korrelierten Parameter (Reproduktionsrate, Nahrungsspektrum, Lebensdauer, Körpergröße und Skulpturierung) zeigt sich eine parallel von oben nach unten zunehmende Tendenz in Richtung auf K-selektionierte Eigenschaften.

Erläuterung zur Ermittlung der Daten:

Reproduktionsrate: Exemplare von *Gyraulus chinensis* legten nach eigenen Beobachtungen durchschnittlich am Tag 2 Gelege zu je 5 Eiern. Für die übrigen Arten nimmt die Laichrate stark ab. *Gyraulus albus* und *Gyraulus acronicus*: wenige Gelege im Abstand von Wochen. *Gyraulus lychnidicus* und *Gyraulus trapezoides*: kein Ablaichen direkt beobachtet, nur Jungtiere zu bestimmter Jahreszeit.

Nahrungsspektrum: *Gyraulus chinensis* ist herbivor. *Gyraulus albus* und *Gyraulus acronicus*: speziellere Futteransprüche (Laub, Diatomeen); *Gyraulus lychnidicus* und *Gyraulus trapezoides*: kein angebotenes Futter wurde akzeptiert; spezieller Aufwuchsorganismen- bzw. Detritusfresser (Bakterien?). Die Tendenz kann

Intralakustrische Differenzierung im Inlésee
Taia spec.

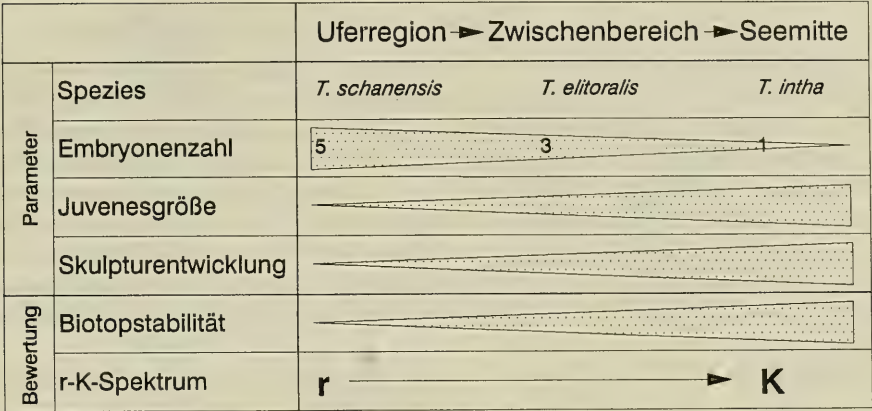


Abb. 55. *Taia* im Inlésee.

auch als Zunahme der Ansprüche und damit auch des Aufwandes für erfolgreiche Aquarienhaltung betrachtet werden.

Lebensdauer: Für *Gyraulus chinensis* und *Gyraulus albus* nach Hochrechnung aus einem Vergleich der Größendaten eigener Zuchtpopulationen mit maximalen Gehäusegrößen aus der Literatur. Nach RUSSEL-HUNTER (1961) ist *Gyraulus albus* einjährig. Für *Gyraulus lychnidicus* ist die Lebensdauer eines Individuums im Aquarium von bis zu 3,5 Jahren bekannt.

Körpergröße: Maximaler Gehäusedurchmesser nach Angaben aus MEIER-BROOK (1983).

Skulpturindex: Wie in Kap. 5.1.1 beschrieben; siehe Tab. 22.

Das Konzept der K- und r-Selektion läßt sich also anwenden auf das Beispiel der Gattung *Gyraulus* und trägt wesentlich zum Verständnis der Biologie der Endemiten aus dem Langzeitsee von Ohrid bei. Auch andere Beispiele von Gastropoden aus Langzeitseen können herangezogen werden. Viele Arten des Tanganyikasees sind vivipar: *Tiphobia borei*, *Tanganyicia rufifilosa*, *Lavigeria nassa*, *Bathanalia howesi*. Dies stellt eine besondere Optimierung der Reproduktionskosten pro Individuum dar. Viviparie kommt bei Melaniiden und Vivipariden, Brutpflege bei *Theodoxus* vor, also bei Gattungen, die in stabilen Biotopen (Kos, Paratethys) zur Skulpturdiversität und Speziation gelangen.

Ein ausführliches Beispiel einer Tendenz zur K-Selektion gibt ANNANDALE (1924) für eine Viviparide des Inlésees. Dort leben 3 endemische Arten der Gattung *Taia*, die stark skulpturiert sind. Sie stammen wahrscheinlich von der weitverbreiteten, unspezialisierten und wenig skulpturierten Art *Taia naticoides* ab. Innerhalb des Sees entlang eines Gradienten vom Ufer zur Seemitte läßt sich die in Abb. 55 dargestellte Differenzierung feststellen.

Alle Tendenzen der Parameter vom Ufer zur Seemitte entsprechen dem Übergang von r-selektiven zu K-selektiven Evolutionsbedingungen.

Das Konzept der K- und r-Selektion beinhaltet und erklärt auch den Faktor Körpergröße des vorangegangenen Kapitels und wird für weitere Schlußfolgerungen von großem Wert sein.

5.3.3. Lebensweise, Ernährung und Stachelbildung

Für extreme Skulpturbildungen, wie z. B. Stacheln (vgl. Taf. 10), sind ökologische Beziehungen bekannt. Bei marinen Gastropoden, bei denen Stachelbildung viel häufiger ist als bei limnischen, wurde von PAINE (1966) die Beziehung von Stachelfunktion, Stachelgröße und Nahrungszusammensetzung untersucht. Bestachelte Arten von Muriciden und Thaididen erwiesen sich als Nahrungsspezialisten ohne direkten Einsatz der Stacheln beim Beuteerwerb. Dagegen fand MALUSA (1985) bei *Acanthina angelica* (Thaididae) eine Korrelation zwischen Stachellänge und Beutegröße. Die Stacheln funktionieren hier als Keil zum Aufstemmen von Entenmuscheln (Lepadomorpha, Cirripedia). Die Varianz der Stachellänge war weitgehend modifikatorisch bestimmt und nicht genetisch fixiert.

Extreme Stachelbildungen treten bei limnischen Gastropoden im Mündungsbereich der Flüsse ozeanischer Inseln auf. STARMÜHLNER (1976) berichtet von drei Arten aus dem brackischen Bereich des Flußrückstaues auf den Neuen Hebriden (*Thiara scabra*, *Clithon corona* und *Melanoides costata*), die starke Skulpturbildungen in diesem Habitat zeigen. Ebenso kommt auf den Kleinen Antillen im Unterlauf der Flüsse *Pyrgophorus parvulus* (Hydrobiidae) vor, mit einer bestachelten Variante im Brackwasser (STARMÜHLNER 1988). Eine detaillierte Untersuchung der Ökologie mixohaliner, polymorpher Neritiden auf Neukaledonien erfolgte durch PÖLLABAUER (1986). Es kamen 4 Arten der Gattung *Clithon* vor, davon *Clithon nucleolus* ausschließlich im Brackwasser und *Clithon corona* vom Mündungsbereich bis in die Oberläufe der Gebirgsbäche. Die größte Individuendominanz der Gattung lag zwischen dem Brackwasserbereich und 60 m oberhalb der Mündung. Die Stachelbildung von 12 Stacheln pro Individuum mit maximal 12 mm Länge bei *Clithon nucleolus* des Brackwassers war etwas stärker ausgeprägt als bei *Clithon corona* mit bis zu 9 Stacheln mit maximal 9 mm Länge. Während fast alle Jungtiere der Arten Stacheln trugen, kamen sie nur bei 73 % der Adulti vor. Eine Schutzfunktion der Stacheln, besonders bei Jungtieren und im Brackwasserbereich, könnte vermutet werden. Es wurden jedoch im Magen von Raubfischen (*Glossogobius*) auch komplett verschluckte Individuen gefunden.

Eine dritte Beziehung von Stachelbildungen zu Umweltfaktoren läßt sich an Arten des Tanganyikasees aufzeigen. Fünf Spezies tragen teilweise stachelförmige Schalenfortsätze, was in der heutigen limnischen Gastropodenfauna nirgends sonst in gleichem Maß und in gleicher Häufigkeit vorkommt. Letztendlich sind es diese Skulpturen, die die ersten Erforscher des Tanganyikasees auf die Idee brachten, die Fauna sei marinen Ursprungs. Gemeinsam haben diese Arten, daß sie in tieferem Wasser auf Feinsediment leben (LELOUP 1953). Ihr Tiefenmaximum liegt bei 80–240 m (*Tiphobia horei*: 0–125 m; *Chytira kirki*: 0–80 m; *Bathanalia howesi*: ca. 240 m; *Paramelania iridescens*: 180–210 m). *Paramelania damoni* (1,5–65 m) ist so variabel, daß sie nur auf Feinsediment Dornen ausbildet, auf Sand und Fels im flachen Wasser dagegen lediglich in entsprechender Position gelegene Knoten.

Eine Interpretation dieser Schalenbildungen ist über die anatomischen und physiologischen Verhältnisse möglich. Schon bei näherer Betrachtung der Stacheln zeigt sich, daß es sich um Hohlröhren, halboffene Schäfte oder Rinnen handelt. Sie

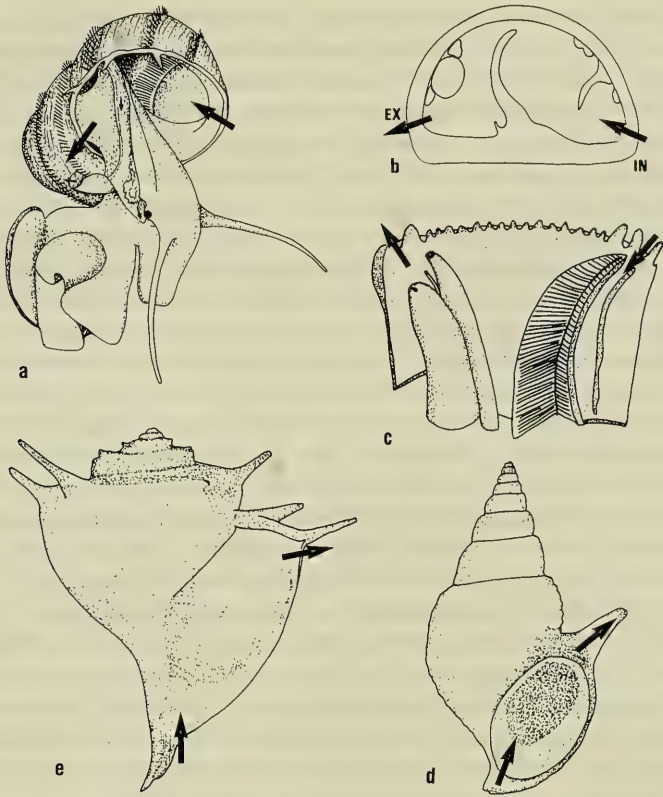


Abb. 56. Atmung, Strömungsverhältnisse in der Mantelhöhle und morphologische Anpassungen. IN = Inhalation, EX = Exhalation. a) *Viviparus viviparus* (nach COOK 1949), b) Querschnitt der Mantelhöhle und Anordnung der Organe bei *Viviparus* (nach STARMÜHLNER 1952), c) Mantelrand von *Thiara bellicosa* (STARMÜHLNER 1976), d) *Paramelania iridescens*, e) *Tiphobia borei*, beide Tanganyikasee.

werden vom lebenden Tier mit Mantelrandfortsätzen erfüllt, wie unter anderem aus Zeichnungen von MOORE (1898–1899 a) hervorgeht. Diese Struktur wird als Siphon bezeichnet, wie er vielen marinen Arten zur Lenkung des Atemwasserstromes dient. Die Strömung durchzieht den Pallialraum rechtsgewundener Schnecken (mit Ausnahme mancher Archaeogastropoden) von links nach rechts (Abb. 56 a, b). In der Mantelhöhle sind, falls vorhanden, anatomisch linksseitig die Kiemen, rechts die Geschlechtsgänge und der Enddarm angeordnet (Abb. 56 b). Dies garantiert die effektivere Zufuhr von Sauerstoff und gleichzeitige Ableitung der Stoffwechsel- und Geschlechtsprodukte. Eine noch bessere Durchströmung wird durch die Ausbildung eines Mantelbodenwulstes erreicht. Eine Strömungs-Trennung auch außerhalb des Mantelraumes des Gastropodengehäuses kann durch Bildung zu- und/oder abführender Siphos geschehen. Ansätze dazu finden sich bei Arten wie *Viviparus viviparus*, wenngleich nur im Weichkörper als Mantelrandlappen oder Rinne (Abb. 56 a). Oft korrespondieren Mantelrandtentakel mit den Strömungsöffnungen (Abb. 56 c). Solche Tentakel sind bei Arten wie *Turritella communis* (GRAHAM 1938), die ihre Nahrung als Filtrierer von im Atemwasserstrom suspendierten Partikeln und Orga-

nismen gewinnen, besonders stark entwickelt. Die Beschleunigung der ausführenden Strömung kann auch durch ein Pallial-Tentakel übernommen werden, wie bei *Valvata piscinalis* (STARMÜHLNER 1952) oder bei der marinen, filtrierenden *Struthiolaria* (MORTON 1949). Bei marinen Gastropoden sind die Einströmungsorgane in der Regel morphologisch stärker entwickelt als der Ausströmsiphos. Dies könnte mit dem Nahrungserwerb zu tun haben, da bei räuberischen marinen Arten eine Geruchsortung der Beute mittels eines langen Einfuhrsiphos zur besseren Wahrnehmung eines Stoffgradienten optimiert werden kann. Bei herbivoren, limnischen Gastropoden ist die Lenkung des Atemwasserstromes dagegen eine notwendige Anpassung an das Leben im Feinsediment tiefer Seesedimente. Größere Arten mit stärkerem Atemwasserstrom würden sonst den Schlamm aufwirbeln und so ihre Kiemen verschmutzen und eventuelle Feinde auf sich aufmerksam machen, während sie im Boden eingegraben verharren.

Die Skulpturentwicklung der Melanopsiden der Paratethys und von Kos führt zur Verstärkung eines suturalen Wulstes, in dem die Lage eines Ausfuhrsiphos angedeutet sein kann. Auch bei *Gyraulus trochiformis* ist diese Tendenz erkennbar. Eine zunehmende Körpergröße macht eine effizientere aktive Atmung notwendig, während bei kleineren Tieren mit günstigerem Oberflächen/Volumen-Verhältnis Hautatmung genügt. Obwohl bei rezenten Vivipariden ein Ausfuhrsiphos nur anatomisch und nicht conchyliologisch ausgebildet ist, läßt sich die dahingehende Tendenz bei dieser Gattung in rezenten und fossilen Langzeitseen erkennen: Der Wulst nahe der Sutura wird zunächst in Knoten aufgelöst (Paratethys, Pliozän: *Viviparus sturi*, *Viviparus hoernes*, *Viviparus rudis*; NEUMAYR & PAUL 1875). Eine Fortsetzung der Entwicklung führt zu periodisch erscheinenden, kurzen Ausfuhrinnen (Yunnan, China: *Margarya melanoides*; Inlésee, rezent: *Taia intha*; ANNANDALE 1924; Edwardsee, Pleistozän: *Viviparus edwardianus*; FUCHS 1936).

Rezente Vivipariden sind fakultative Filtrierer (STARMÜHLNER 1952; COOK 1949), die mit dem Apex nach unten über lange Zeit im Sediment liegen und sich dabei strudelnd ernähren können. Bei fossilen Arten könnte die conchyliologische Unterstützung eines Ausfuhrsiphos zur Effektivierung der Strömungsverhältnisse in der Mantelhöhle gedient haben. YONGE (1938) nimmt auch für rezente Spezies des Tanganyikasees auf Grund der vergrößerten Kiemen eine filtrierende Ernährungsweise an. Die Funktion der Dornen als Siphos würde dies unterstützen. Die Art *Paramelania iridescens* (Abb. 56 d) und vor allem *Tiphobia horei* (Abb. 56 e) haben ebenfalls eine Einfuhrinne bzw. einen Siphos in Richtung der Windungsachse des Gehäuses. Lebendbeobachtungen sind hier dringend erforderlich. Weshalb Siphobildung im Tanganyikasee so häufig ist, in anderen Langzeitseen aber fehlt, mag einerseits mit dem genügenden Angebot planktischer Nahrung in dem tropischen und bis in Tiefen des Bathyals ständig über 23 °C warmen Gewässer zusammenhängen (DEGENS et al. 1971); andererseits ist nach NICOL (1967) bei marinen Bivalviern Stachelbildung unter einer Durchschnittstemperatur von 10 °C nicht zu finden. Somit könnte die Temperatur direkt für die Ausbildung von Stacheln und Siphos in rezenten Langzeitseen mitverantwortlich sein.

5.3.4. Räuber-Beute-Beziehung

Für marine Bivalvier sind Asteroidea die wichtigsten Freßfeinde (CARTER 1968). Sie bilden zum Schutz radiale Rippen aus, deren Vorteil nicht nur in der Schalenverstärkung, sondern auch im reißverschlußartigen Zusammenpassen der Schalenränder

liegt. Die einzige Süßwassermuschel mit Radialrippen, *Castalia ambigua*, verfügt nicht über derartige Verschlussmechanismen.

Die Rolle der Skulptur (neben der Form und Dicke der Schalen) mariner Gastropoden als Schutz gegen molluscivore Räuber betonte VERMEIJ (1974 a). Den paläontologischen Aspekt dieser Auffassung erweiterte er später (VERMEIJ 1977 a) auf das Szenario einer mesozoischen, marinen Revolution, die auf der Koevolution von Schalenmerkmalen bei Gastropoden mit schalenzerstörenden Räubern beruhte. Schalenknackende Krabben (Brachyura) spielten dabei eine Schlüsselrolle (VERMEIJ 1976, 1977 b, 1983 a, 1983 b). Diese Räuber-Beute-Beziehung wird in einer weiteren Arbeit von VERMEIJ & COVICH (1978) auf die Verhältnisse im Süßwasser ausgedehnt. Die im allgemeinen dünnwandigen, wenig pigmentierten und schwach skulpturierten Gehäuse von Süßwasserschnecken werden marinen gegenübergestellt und die außergewöhnlich marin-ähnliche Gehäusemorphologie der Gastropodenfauna in alten Seen und Flüssen erkannt. Auch hier wird das Phänomen als koevulutive Adaptation an molluscivore Räuber erklärt. Solche wären im Tanganyikasee vor allem bei den Cichlidae (Buntbarsche) zu suchen, die zum Teil einen speziell für das Knacken von Gastropoden geeigneten molariformen Pharyngealknochen besitzen. In anderen Langzeitseen sind spezielle Adaptationen zur Molluscivorie jedoch kaum nachgewiesen. Aus dem Ohridsee sind nach VERMEIJ & COVICH (1978) keine besonderen Freßfeinde der Gastropoden bekannt; der Zusammenhang zwischen komplex skulpturierten Gastropoden und molluscivoren Räubern muß daher besonders im Hinblick auf die Verhältnisse im Ohridsee hinterfragt werden.

Das Vorkommen von Süßwasserkrabben (Brachyura) in tropischem bis warmgemäßigtem Klima könnte z. B. ein wesentlicher Selektionsfaktor für Skulpturverstärkung sein. Nach PRETZMANN (1983) sind Süßwasserkrabben im zirkum-mediterranen Gebiet weit verbreitet: in der Türkei (PRETZMANN 1984 a), in Griechenland (PRETZMANN 1980), auf dem Balkan und in Italien nördlich bis zum Gardasee (PRETZMANN 1984 b), wohingegen sie jedoch in Südfrankreich und Spanien fehlen. Variationen mit besonders stark ausgebildeten Mahlscheren treten in Marokko und der südwestlichen Türkei auf. Die in der westlichen Türkei lebende Art *Potamon ibericum tauricum* besitzt Scheren ohne Mahlzähne.

Skulpturierte Gastropodenarten treten im Verbreitungsgebiet von Süßwasserkrabben, besonders mit Arten mit stärkeren Mahlscheren, nicht häufiger auf. Umgekehrt kommen in Südspanien, wo Krabben als Schalenzerstörer gänzlich fehlen, berippte *Melanopsis* vor. Im See von Sapanca bei Adapazari in der Nordost-Türkei wurde vom Autor eine Biozönose aus Süßwasserkrabben (*Potamon ibericum tauricum*) und Gastropoden studiert. Im Uferbereich war unter jedem größeren Stein auf 1 bis 3 m² eine Krabbe zu finden. Das umgebende Sediment war in großer Dichte von *Melanopsis praemorsa*, *Theodoxus heldreichi* und *Viviparus viviparus* bewohnt, relativ dickschalige Arten (für *Viviparus* vergleiche Kap. 4.2.2.3), die jedoch völlig skulpturlos bleiben.

Eine genauere Betrachtung der Fauna des Ohridsees soll die Diskussion der Synökologie der Räuber-Beute-Beziehung auf einen konkreten Fall konzentrieren. Im Ohridsee lebt eine endemische Gastropodenfauna mit einer gegenüber der Umgebung in Makedonien, ja in ganz Europa ungewöhnlich starken Skulpturierung (vgl. Kap. 4.4.1.3 und 5.1.2). Wenn dieses Phänomen eine koevulutive Anpassung an molluscivore Räuber darstellte, müßten diese im „Wettrüsten“ ebenfalls Anpassungen zum Beuteerwerb hervorgebracht haben.

Tab. 27. Fischarten des Ohridsees und Endemismus (nach STANKOVIC 1960).

Spezies	endemische	
	Art	Form
Salmonidae		
<i>Salmo letnica</i>	x	
<i>Salmothymus ohridanus</i>	x	
Cyprinidae		
<i>Rutilus rubilio ohridanus</i>		x
<i>Pachychilon pictus</i>	x	
<i>Phoxinellus minutus</i>	x	
<i>Leuciscus cephalus albus</i>		
<i>Phoxinus phoxinus colchicus</i>		x
<i>Scardinius erythrophthalmus scardafa</i>		x
<i>Chondrostoma nasus ohridanum</i>		x
<i>Gobio gobio ohridanus</i>		x
<i>Barbus meridionalis petenyi</i>		
<i>Alburnus albidus alborella</i>		
<i>Alburnoides bipunctatus ohridanus</i>		x
<i>Cyprinus carpio</i>		
<i>Nemachilus barbatulus sturanyi</i>		
<i>Cobitis taenia meridionalis</i>		
Anguillidae		
<i>Anguilla anguilla</i>		

Von Süßwasserkrabben ist im Ohridsee nach STANKOVIC (1960) lediglich die ubiquitäre Art *Telphusa fluviatilis* vertreten. Sie soll am westlichen Seeufer vorkommen und konnte vom Autor im jugoslawischen Ostteil nicht gefunden werden. Als dominierende molluscivore Räuber kommen Süßwasserkrabben im Ohridsee also nicht in Frage, zumal die stark skulpturierten Gastropoden gerade am Ostufer weit verbreitet sind.

Es gibt 17 Arten von Fischen im Ohridsee, wovon vier als endemisch und sechs als Unterarten oder lokale Formen angesehen werden (Tab. 27).

Obwohl über die Ernährungsweise dieser Fische des Ohridsees zur Zeit keine Informationen vorliegen, sind folgende allgemeine Aussagen zur Evolutionsbiologie der Räuber-Beute-Beziehung in Bezug auf Gastropoden möglich:

- Es gibt unter den Fischen keine Gruppe von „sibling species“ und keine weitreichende morphologische Differenzierung, die den Cichlidae im Tanganyikasee mit ihrer spezialisierten Lebens- und Ernährungsweise vergleichbar wäre.
- Keine der endemischen Formen zeigt Tendenzen zur Spezialisierung auf Molluscivorie hin.
- Die Spezies *Salmo letnica* mit drei intralakustrisch entstandenen und morphologisch gut unterscheidbaren Rassen ist kein spezieller Gastropodenräuber und zeigt keine zur Molluscivorie tendierende morphologische Spezialisierung.
- Die evolutive Differenzierung von *Salmo letnica* erfolgte in horizontaler, räumlicher Dimension innerhalb des Sees. Die endemischen Gastropoden und Schwesterarten sind demgegenüber in vertikal abzugrenzenden Habitaten einge-nischt.

Hirudinea (Egel) sind zum Teil molluscivor oder parasitisch. In Laborversuchen von McANNALY & MOORE (1966) fraß ein adulter Egel (*Helobdella punctatolineata*) von 13 mm Länge im Durchschnitt alle 5 Tage eine Schnecke (*Australorbis*

glabratus) von 8,5 mm Durchmesser. Bevorzugte Beute waren jedoch kleinere Individuen. KLEMM (1975) untersuchte diese Räuber-Beute-Beziehung allgemein. Von den 8 im Ohridsee nachgewiesenen Arten (STANKOVIC 1960: 185) ist demnach *Glossiphonia complanata* ein Schneckenräuber. Egel sind aber im Ohridsee wie in anderen oligotrophen Gewässern nicht sehr häufig, und es gibt unter den genannten Arten keine Endemiten. Eine Koevolution von Hirudinea und Gastropoden hat also im Ohridsee nicht stattgefunden.

Das Taxon der Tricladidae (Turbellaria; Strudelwürmer) hat im See einen hohen Endemismusgrad mit 15 von 21 Spezies. Daß diese kleinwüchsigen Tiere Gastropoden fressen, ist zu bezweifeln, jedoch nicht auszuschließen. Bei dieser Gruppe potentieller Gastropodenfresser, wie auch bei den Hirudinea, würden die Weichteile der Schnecken sicher direkt über die Gehäuseapertur der Schale erreicht, besonders bei Inoperculaten. Damit werden Bildungen der Schalenoberfläche für Schutzfunktionen belanglos. Sinnvoll wären hingegen Verengungen oder Verstärkungen der Apertur, wie sie bei terrestrischen und marinen Gastropoden häufig anzutreffen sind, aber bei Süßwassergastropoden einschließlich der dickschaligen, skulpturierten Arten aus Langzeitseen fast völlig fehlen (VERMEIJ & COVICH 1978).

Ein anderes Thema in diesem Zusammenhang ist die nachweisliche Bedeutung von Schalenform und Dicke für höhere Fitness bei Selektionsdruck durch schalenknackende Räuber. Darüber gibt es Untersuchungen mit Fischen von CARLANDER (1969), CAROTHERS & ALLISON (1968), IVLEV (1961), STEIN et al. (1975), MACAN (1966), MACAN (1977), die von VERMEIJ & COVICH (1978) diskutiert werden. Die Rolle von Brachyura (Krabben) betont VERMEIJ (1974 a 1976, 1977 b, 1983 a, 1983 b). Speziell im Süßwasser zeigt DUDGEON (1989) empirisch, daß bevorzugt dünnschaligere Arten von Gastropoden erbeutet werden.

Die Gastropoden des Ohridsees sind, unabhängig von ihrer mehr oder weniger starken Skulpturierung, relativ dünnschalig (Kap. 4.2.5), und das trotz des hohen Kalziumgehaltes des Wassers von derzeit 31 mg/l (STANKOVIC 1960), was durch die Lage in einem Karstgebiet auch früher nicht anders gewesen sein wird. Kalkmangel entfällt also als Erklärung für die Dünnschaligkeit. Vergleichsweise hat der Tanganyikasee mit relativ dickschaligen Schnecken im Oberflächenwasser nur 7 mg/l Kalzium (DEGENS et al. 1971). Eine Korrelation zwischen Skulpturierung und Schalendicke ist im Ohridsee nicht zu erkennen.

Im tertiären Steinheimer See ist Skulpturdifferenzierung und Schalenverdickung parallel erfolgt. Synökologische Beziehungen im Sinne von Molluscivorie sind im Augenblick nicht nachweisbar. Unter den Seebewohnern sind keine Brachyura bekannt und an Fischen nur einige Cypriniden (*Tinca*, *Barbus*, *Leuciscus*; KRANZ 1924) ohne endemische Entwicklung.

Auch in anderen Seen, z. B. im ostafrikanischen Rift, ist eine Koevolution von Schalenskulptur und komplementären Strukturen bei Räubern nicht offensichtlich. Nach einer Ökosystemanalyse des Tanganyikasees (République du Burundi 1981) sind Brachyura dort nicht molluscivor. Hingegen wird nach JOHNSTON & COHEN (1987) *Lavigeria nassa* häufig von Krabben verzehrt. Auffällig ist vor allem die hohe Zahl von 12 endemischen Krabben-Arten im Tanganyikasee (CUNNINGTON 1920), während im Victoriasee und Malawisee nur jeweils eine ubiquitäre Art vorkommen soll. Für den Tanganyikasee läßt sich also Selektionsdruck durch Krabben nicht ausschließen.

Im Victoriasee und Malawisee leben jeweils über 200 Arten von Cichlidae, im Tanganyikasee sind es ca. 140 (GREENWOOD 1984). Davon ernähren sich z. B. im Victoriasee über 20 vorwiegend von Mollusken. Für den Malawisee gibt es eine ausführliche Studie über das Verhalten von Gastropoden in der Beziehung zu molluscivoren Cichliden (LOUDA et al. 1982; LOUDA et al. 1983). Trotzdem ist die Zahl der Gastropoden im Tanganyikasee mit 57 (davon 30 Endemiten) annähernd doppelt so hoch wie in den beiden anderen Seen. Auch die Skulpturbildung ist erheblich komplexer als im Malawi- und Victoriasee, wo sich die Schnecken nicht sonderlich von der ubiquitären Limnofauna Afrikas unterscheiden, trotz der auch dort erfolgten intralakustrischen Radiation. Der entscheidende Unterschied scheint wieder im geologischen Alter zu liegen: Der Tanganyikasee ist erheblich älter der Victoriasee. In relativ jungen Kraterseen Kameruns mit reicher endemischer Cichlidenfauna gibt es insgesamt nur eine einzige endemische Gastropodenart (BROWN 1980: 410). Offensichtlich geht in diesen Seen die evolutive Entfaltung von Fischen, speziell der Cichlidae, viel rascher vor sich als von Gastropoden. Daher kann auch hier kaum von einer Koevolution die Rede sein. Jedenfalls sind die Freßmechanismen der Räuber schon optimiert, solange die Beute noch ohne „Rüstung“ dasteht. Dennoch sind die skulpturarmen Gastropoden-Biozönosen des Victoria- und Malawisees dadurch nicht auf Refugien zurückgedrängt, individuenarm oder gar existenzgefährdet.

6. Begriffsbildung: thalassoide Form — komplexe Schalenskulptur

Ein Begriff hat seine Berechtigung, wenn er kurz und eindeutig einen Sachverhalt ausdrückt, und er lebt, solange er in der Diskussion verwendet wird. Dies trifft für den Begriff der „thalassoiden Form“ nur eingeschränkt zu. In der Ableitung von griechisch *thalassa* (= das Meer) nannte BOURGUIGNAT (1885) die ihm aus dem Tanganyikasee vorliegenden Gastropodenschalen wegen ihrer Ähnlichkeit zu marinen Formen „thalassoide“. In seiner „Iconographie Malacologique“ (BOURGUIGNAT 1888) unterschied er dann Arten dieser Fauna mit normalem Charakter gegenüber solchen, bei denen man „den thalassoiden Einfluß zu bemerken beginnt“. Sie erinnerten ihn an marine *Littorina*, *Lacuna*, *Rissoa*, *Murex*, *Nassa* und andere. Er fragte sogleich auch, ob dieser Einfluß von der Natur des Wassers des Sees ausgehe. Später wandte er den Begriff auch auf Gastropoden anderer ostafrikanischer Seen an (BOURGUIGNAT 1889).

Schon vorher war WOODWARD bei der Beschreibung der ersten Schalen, die aus dem Tanganyikasee ins Britische Museum gelangten, deren „mariner“ Charakter aufgefallen: „Its colour, solidity and tuberculated ribs give it much the appearance of a small marine whelk (*Nassa*)“ (WOODWARD 1859). Zwei Jahre zuvor schrieb v. MARTENS (1857) in einer Abhandlung, welche den bescheidenen Titel „Ueber einige Fische und Crustaceen der süßen Gewässer Italiens“ führte: „Die Süßwasserbewohner nehmen vom Pol gegen den Aequator an Mannigfaltigkeit der Formen zu. Diese Zunahme beruht ebensowohl auf Entwicklung neuer, eigenthümlicher Formen, als auf Theilnahme an den marinen. Die Aehnlichkeit der gesamten Süßwasser-Fauna mit der gesamten Meer-Fauna nimmt vom Pol gegen den Aequator zu.“ Dieses Phänomen nannten die Vetter Paul und Fritz SARASIN (SARASIN & SARASIN 1898) in ihrer Beschreibung der Süßwassermollusken von Celebes, die ebenfalls thalassoide Gastropoden isolierter Seen enthielt, das „von Martens'sche Gesetz“. Diese Regel hätte in WOODWARDS Erkenntnissen ein prägnantes Beispiel gefunden, wenn sie ihm bekannt gewesen wäre.

MARTENS selbst kam schließlich mit der Thematik quasi-mariner Gastropoden in Berührung und kritisierte dabei in seiner Schrift „Beschalte Weichthiere Ost-Afrikas“ (MARTENS 1898) die von BOURGUIGNAT vermutete direkte Ableitung der thalassoiden Tanganyikafauna von marinen Arten mit treffenden Argumenten: fehlendes Perlmutter bei *Limnotrochus* gegenüber Trochaceae, orthostropher statt hyperstropher Apex, geringe Schalenmasse, andere Schalenstruktur etc. BOURGUIGNAT hatte diesen Begriff aber wohl gar nicht genetisch gemeint, sondern nur vergleichend morphologisch. MOORE (1898–1899 b) jedoch glaubte an eine Reliktfauna im Tanganyikasee und schuf den kausalen Terminus „halolimnisch“ in Konkurrenz oder Unkenntnis von BOURGUIGNATS Begriffsbildung. Diese interpretierende Benennung war jedoch bald sowohl aus geologisch-paläontologischer (HUDLESTON 1904) wie auch aus malakologischer Sicht (PELSENEER 1906) überholt.

Eine zeitlich weitreichendere, aber seltene Verwendung fand hingegen die Bezeichnung „thalassoid“. SMITH (1904) bedauerte die Wortwahl von MOORE und bevorzugte („this very descriptive word“) thalassoid. GERMAIN (1913) dehnte die Anwendung auch auf andere afrikanische Lokalitäten und Spezies aus. CUNNINGTON (1920) zog den paläontologischen Vergleich mit der pliozänen slowenischen Fauna (S. 550) und der des Baikalsees (S. 595). Später wurde aber auch zunehmende und indirekte Kritik an dem Terminus laut, z. B. PILSBRY & BEQUAERT (1927) meinten: „... the term thalassoid . . . has befogged the whole 'Tanganyika Problem'“, und YONGE (1938) bezeichnete ihn als „non-committal“. Spätere Autoren wie BROOKS (1950), HUBENDICK (1952), LELOUP (1953) und BOSS (1978) wandten den Ausdruck kommentarlos an. SCHWETZ & DARTEVELLE (1948) gaben eine nützliche Zusammenfassung der Argumente zur Herkunft der thalassoiden Formen. Danach verstummte die Diskussion. Nur HUBENDICK (1952) leistete noch einen wesentlichen theoretischen Beitrag zum Problem der „so-called thalassoid molluscs“. Eine weitere Gruppe von Autoren sah wohl das Problem der formalen Konvergenz limnischer Gastropoden zu marinen Formen, ohne jedoch BOURGUIGNATS Begriff zu kennen oder zu verwenden (ANNANDALE 1919; HAAS 1922; FRANZ 1932; TAYLOR 1966; VERMEIJ 1978). ANNANDALE (1919) erkannte rezente und fossile „parallel evolution“ in „old lake beds“ und unterschied zwei Typen von Fauna. Er nennt auch den Tanganyikasee und zitiert MOORE. FRANZ (1932) beschränkte sein Interesse auf die Familie der Vivipariden, prägte einen eigenen Begriff und nannte das Entwicklungsstadium starker Skulpturdifferenzierung „Tulotomoidie“ nach der „thalassoiden“ Gattung *Tulotoma* aus Alabama. Schließlich gibt es moderne Autoren wie JOHNSTON & COHEN (1987), die weder den Begriff noch das Problem aus der Literatur aufnahmen, es aber mit analytischen Methoden neu zu entdecken scheinen.

Aus der heutigen Sicht des Autors kann der Begriff „thalassoid“ nicht als erfolgreich und das Problem der evolutionären Ursache nicht als gelöst bezeichnet werden. Das liegt wohl zum ersten daran, daß „thalassoid“ etymologisch nicht eingängig genug ist. Zum zweiten brachte die Beschränkung der Diskussion auf den Tanganyikasee das Dilemma mit sich, darüber zwar immer mehr zu wissen, die allgemeine Regel aber nicht erkennen zu können, weil vergleichbare Beispiele fehlten. Mit der zu Ende gehenden Kolonialzeit und nachlassendem Forschungseifer am Tanganyikasee gerieten auch das Problem und der Terminus in Vergessenheit.

Es wird vorgeschlagen,

- „thalassoide“ Gastropodengehäuse aus dem Tanganyikasee als „komplex skulpturiert“ zu bezeichnen

- die Problemdiskussion der Ursachen komplexer Skulptur auf die gesamte Limnofauna mit besonderer Berücksichtigung der alten Seen auszudehnen
- alte Seen forthin – auch für die Paläontologie tauglich – als „Langzeitseen“ (long-lived lakes) anzusprechen
- die Evolution komplexer Ornamentierung, Musterbildung oder Morphologie von Taxa in Langzeit-(Paläo-)Biotopen generell zu untersuchen
- Palä-*on*to-logie mehr als Palä-*on*to-genie entsprechend einem modernen, synergetischen Systemdenken zu verstehen („vom Sein zum Werden“, PRIGOGINE 1979), um die absolute Zeitdauer von Biozönosen im Sinne von geschlossenen Informationssystemen bewerten zu können.

7. Funktion von Schalenskulptur – Hypothesen und Diskussion

7.1. Einleitung

Im analytischen Teil vorliegender Arbeit wurde Schalenskulptur aus bautechnischer und phylogenetischer Sicht betrachtet (Kap. 4) sowie der Umweltfaktor beleuchtet (Kap. 5). Die bisher implizit gestellte Frage, wozu diese Skulpturen in der ökologischen Beziehung zwischen Organismus und Umwelt gut sind und wie sie funktionieren, soll nun in die Hauptblickrichtung rücken. Dabei werden drei Hypothesen analysiert und auf der Basis vorhergehender Stoffsammlung diskutiert. Dies bildet die Grundlage einer Synthese zur ökologischen Konstruktionsmorphologie in den Schlußfolgerungen. Auf dem Weg einer Zusammenfassung, (Neu-) Ordnung und (Neu-) Bewertung bereits vorhandener Informationen können nicht haltbare Hypothesen ausgeschlossen und die plausibelste Erklärung der Funktion von Schalenskulptur bei Gastropoden (speziell der evolutiven Ursache thalassoider, komplexer Faunen in Langzeitseen) gefunden werden. Die aus der Literatur recherchierten Hypothesen sind nicht so vielfältig und zahlreich, wie oft vermutet wird, meist als beiläufige, vage Vermutungen formuliert und in jedem Fall weit entfernt von einem theoretisch geschlossenen Gebäude, das einen großen Teil der Fälle des Phänomens erklären könnte. Diese bisher fehlende Synthese und Lückenhaftigkeit der Argumentation war ja letztendlich der Anlaß zu vorliegender Arbeit. Die Hypothesen lassen sich in drei Themengruppen ähnlicher Erklärungsmuster zusammenfassen und in der Reihenfolge aufsteigender Komplexität und Plausibilität anordnen: mechanistisch, physiologisch und synökologisch.

7.2. Skulpturfunktion bei Bivalviern

Zur Einführung in die Diskussion sollen die andersartigen Verhältnisse bei den Bivalviern kurz umrissen werden. Im Gegensatz zu den Gastropoden als zumeist epibenthischen Weidegängern sind Muscheln in der Regel endobenthische Filtrierer. Sie sind mit ihren Schalenklappen beim Graben im Sediment aktiv, und ihre Schalenskulptur kann dabei wichtige unterstützende Funktionen übernehmen (SEILACHER 1972, 1973, 1984, 1985; STANLEY 1981; SAVAZZI 1985). Rätschenskulptur („ratcheted sculpture“) kann zur rückwärts gerichteten Erhöhung des Reibungswiderstandes beitragen. Solche Skulpturen sind auch bei grabenden Gastropoden der Familien Cerithiidae, Mitridae und Terebridae im gleichen Sinn als adaptiv gedeutet worden (SIGNOR 1983). Aus der primären Schutzfunktion der Verzahnung am Rand beider Schalenklappen können Radialrippen zugleich auch als Sekundärprodukt ver-

standen werden (CARTER 1968). BOTTJER & CARTER (1980) schrieben Skulpturen des Periostracums von Bivalviern Funktionen zu.

Skulpturausbildung ist in diesen Fällen nur in einer Form und Stärke möglich, wie sie das Graben nicht behindert. Für glatte, unskulpturierte Schalen trifft dies immer zu. Eine mechanische Verstärkung gegen Brandungseinwirkung oder Räuber ist für relativ immobile Bivalvier von größerer Bedeutung als für Gastropoden, die ungünstigen Umweltverhältnissen eher durch Ortswechsel „aus dem Wege gehen“ können. Bivalvier sind im Süßwasser generell weniger skulpturiert als Gastropoden, auch in Langzeitseen. Jedoch werden auch dort endemische Arten gebildet (HAAS 1922; CUNNINGTON 1920).

7.3. Skulpturfunktion bei Gastropoden: Hypothesen

7.3.1. Mechanistisch: Wellenschlag

These: Schalenskulptur dient zur mechanischen Verstärkung des Gehäuses gegen Zertrümmerung in größerem Sediment unter turbulenter Wasserströmung oder bei Wellenschlag im Uferbereich.

Weitere mechanistische Interpretationen: VERMEIJ (1969) untersuchte Neritiiden aus tropischen Fließgewässern. Ihre granulierte Skulptur soll Turbulenzen erzeugen, die die Strömungs-Scherkräfte verringern. HAAS (1938) glaubte, daß Skulpturen limnischer Gastropoden bei der Verankerung der Tiere im Sediment bei stärkerer Uferbrandung nützlich sind.

Für marine Gastropoden untersuchten PALMER (1977) und CROTHERS (1983) Skulpturfunktion in Relation zur Wellenbewegung. Die Hypothese wird für Binnengewässer in allgemeiner Form durch TCHERNOV (1973) und WENZ (1942) ausgesprochen. Für die Steinheimer Gastropodenreihe zog HILGENDORF (1879) Selektion durch Wellenwirkung in Erwägung.

Bei der Frage nach den Ursachen komplex skulpturierter Formen des Tanganyikasees nahmen PELSENER (1886), CORNET (1896), GERMAIN (1920), SMITH (1904) und LELOUP (1953) mehr oder weniger direkt physische Bedingungen wie relativ starke Wellenbewegung in diesem großen Gewässer an. „Mais, la raison de l'aspect thalassoïde réside dans les faciès „marins“ d'un lac dont les dimensions l'assimilent à une mer et où l'agitation de l'eau conditionne la nature des substrats“ (LELOUP 1953).

Diskussion

1. Wenn komplexe Schalenskulpturen Anpassungen an Uferbrandung wären, müßten in Seen unterschiedlicher Größe auch entsprechende Skulpturunterschiede auftreten. Die Wellenhöhe (H) ist nämlich neben der Windgeschwindigkeit (w) abhängig von der freien Lauflänge (F) (US-Army 1962):

$$H = 0,0026 \cdot (g \cdot F/w^2)^{0,47} \cdot w^2/g$$

Ebenso läßt sich die Periodenlänge berechnen:

$$T = 0,46 \cdot (g \cdot F/w^2)^{0,28} \cdot w/g$$

Daraus erhält man die Wellenlänge

$$L = 1,56 \cdot T^2$$

Aus der halben Wellenlänge ergibt sich die Wirkungstiefe der Welle, in der ein Sturm noch in der Wasserbewegung wahrnehmbar ist. Mit diesen Formeln läßt sich zum Beispiel unter der Annahme eines Sturmes mit der durchschnittlichen Windstärke 8 (19 m/s) für den Ohridsee ($\varnothing = 30$ km) eine Wirkungstiefe von 25 m bei 2 m

Wellenhöhe, für das Steinheimer Becken ($\emptyset = 3$ km, ohne Berücksichtigung des Zentralhügels als Insel) nur 8 m Wirkungstiefe bei 0,8 m Wellenhöhe berechnen. Von den rezenten Langzeitseen gehören der Ohridsee und auch der Inlésee mit Maximaldurchmesser von 20 km zu den kleineren, Tanganyikasee und Baikalsee zu den sehr großen Seen der Erde (Abb. 52). Wenn man die Gastropodenfauna dieser Seen nach der Skulpturstärke vergleicht, lassen sich keine der potentiellen Wellenwirkung proportionalen Unterschiede feststellen. Gerade der sehr kleine miozäne Steinheimer See ist mit seinen kantigen, wulsttragenden und dickschaligen Schnecken das beste Gegenbeispiel zur Wellenschlagshypothese.

2. Wasserbewegung kann den Schalen von Gastropoden nur gefährlich werden, wenn diese zwischen größerem Sediment zermahlen werden können. Im Ohridsee waren nach einer Korngrößenanalyse einer Sedimentprobe aus 8 m Tiefe 90 % Gewichtsanteile unter 0,2 mm Korndurchmesser (Feinsand und Schluff). Die größeren Partikel sind die Gastropodenschalen selbst (GORTHNER 1984 b). Die Schnecken leben zwischen 2 und 15 m Wassertiefe unter einem dichten Filz von *Chara*-Algen, die eine Sedimentfalle bilden und einen Indikator für sehr ruhiges Wasser darstellen.

3. Wellenwirkung und die Korngröße nehmen mit der Wassertiefe ab. In unterschiedlichen Tiefenzonen des Ohridsees leben eng eingemischte Spezies, die mit zunehmender Wassertiefe keine Abschwächung der Skulpturierung zeigen. Im Tanganyikasee kommen gerade die skulpturreichsten Formen in großer Tiefe bis über 100 m vor (LELOUP 1953; MOORE 1898–1899 b).

Die Wellenschlag-Hypothese ist aus diesen Gründen als allgemeine Ursache für die Evolution komplexer Schalenskulpturen in Langzeitseen abzulehnen.

7.3.2. Physiologisch: Ionengehalt des Wassers

These: Schalenskulptur entsteht als Nebenprodukt physiologischer Prozesse bei der Schalenbildung in Anwesenheit bestimmter Ionen und erhöhter Salinität des Binnengewässers.

Auch diese Erklärung blieb in der Literatur weitgehend spekulativ. Die Stoffwechsel-Hypothese geht auf JICKELI (1902) zurück. Sie wurde auch von WENZ (1942) formuliert, der über Schnecken aus mineralreichen Gewässern aussagte:

„... , diejenigen aber, die sich entsprechend umstellen und anpassen können, sind genötigt, die mit der Nahrung aufgenommenen Mineralstoffe, u. a. die Kalksalze, in irgendeiner Weise wieder zur Ausscheidung zu bringen, wobei der einfachste, von der Natur gewiesene Weg der ist, den überschüssigen Kalk in der Schale abzulagern. Begegnet sich dieses Verhalten mit der Forderung einer Verstärkung des Gehäuses als Schutz gegen mechanische Beanspruchung, so ist es klar, daß ihr ohne weiteres genügt werden kann.“

Das kontinuierliche Angebot eines hohen Kalziumgehalts wird als notwendige Bedingung vor allem zur evolutiven Entwicklung dickschaliger Gehäuse angesehen. Das Vorkommen komplex skulpturierter Arten in kalkreichem Wasser bemerkten auch HAAS (1922), ANNANDALE (1924) und FUCHS (1936). Doch auch andere hydrochemische „Stimuli“ wurden von ANNANDALE und FUCHS für möglich gehalten. PAPP (1963) dachte an die Wirkung brackischer Salzgehalte. Für die komplexen Schalen des Tanganyikasees wurden hydrochemische Ursachen von BOURGUIGNAT (1888), SMITH (1904), ANCEY (1906), CUNNINGTON (1920) und BEAUCHAMPS (1946) vermutet. Interessant ist hierbei vor allem die Feststellung BEAUCHAMPS, daß die

Ionenzusammensetzung der Zuflüsse des Tanganyikasees von derjenigen des Seewassers merklich differiert und daß im See die Verhältnisse Chlorid zu Sulfat sowie Magnesium zu Kalzium bei einer Salinität von etwa 413 ppm in etwa den marinen Relationen entsprechen. Dies führt er auf biologische Prozesse zurück und vermutet darin die Ursache der Evolution marin aussehender Formen.

Diskussion – pro:

1. Im Steinheimer See war die Evolution komplex skulpturierter, dickschaliger Gehäuse mit einem Anstieg der Salinität durch Eindunstung in einem abgeschlossenen Kraterbecken verbunden (BAJOR 1965; MENSINK 1984).

2. Das Wasser des Tanganyikasees hat eine Salinität von 413 ppm mit einem Mg/Ca-Verhältnis wie im Meer (BEAUCHAMP 1946).

3. Einige Gastropoden der Gattung *Potamopyrgus* (BOETTGER 1950; BONDESEN & KAISER 1949; STEUSLOFF 1939), *Melanopsis* (STARMÜHLNER 1957), *Thiara* und *Clithon* (STARMÜHLNER 1976) bilden bei erhöhter Salinität im limnischen Bereich oder im Brackwasser stärkere Skulpturen aus (siehe Kap. 4.4.2.3).

Diskussion – contra:

zu 1. Auf Kos zeigen die Skulpturentwicklungen keine Parallelität zu Salinitätsschwankungen (WILLMANN 1981: 23). In der Paratethys waren Skulpturentwicklungen bei Vivipariden erst mit der Aussüßung der Becken möglich.

zu 2. Andere Zentren der Skulpturbildung in den rezenten Langzeitseen weisen keine erhöhte Salinität auf. Es gibt auch keine physiologische Begründung für die Entstehung mariner Schalenformen allein in der Ionenzusammensetzung des Seewassers. Im allgemeinen verursacht Brackwasser bei limnischen Gastropoden keine Skulpturveränderungen.

zu 3. Arten, welche unter experimentellen (Kap. 4.4.2.) und natürlichen Bedingungen im Brackwasser mit stärker skulpturierten Formen auftreten können, bilden die Ausnahme. Sie besitzen alle eine physiologische Brackwasserverträglichkeit oder erreichen ihr physiologisches Optimum wahrscheinlich erst bei leicht erhöhter Salinität.

- Im Ohridsee leben komplex skulpturierte Arten wie *Gocea ohridana*, *Acroloxus macedonicus*, *Valvata relict*a, *Lyhndia stankovici*, *Lyhndia karamani* im sogenannten sublakustrischen Interlithon (in den Zwischenräumen der Karbonatgesteine im Uferbereich) (HADZISCE 1956 a; HADZISCE 1956 b), das von einströmendem Grundwasser durchspült wird und von Salinitätsschwankungen des Seewassers unabhängig ist.
- Binnengewässer mit erhöhter Salinität besitzen im Gegensatz zu Langzeitseen im allgemeinen keine endemische Fauna mit stärkerer Skulpturentwicklung und sind eher arm an Gastropodenarten.
- Kalkreichtum allein kann die komplizierten Musterbildungen nicht erklären, jedoch eine notwendige Bedingung für die Bildung stärkerer Schalendicke mit hohem Kalziumbedarf bei Gastropoden darstellen. Karbonatreichtum könnte eine wichtige Rolle bei der pH-Stabilisierung des Gewässers spielen und so indirekt zur Kontinuität von Langzeitbiotopen und Skulptur-Evolution beitragen.

Die Salinitäts-Hypothese ist aus diesen Gründen als allgemeine Ursache für die Evolution komplexer Schalenskulpturen in Langzeitseen abzulehnen.

7.3.3. Synökologisch: Räuber-Beute-Beziehung

These: Schalenskulptur dient zur mechanischen Verstärkung der Gehäuse als Schutz gegen schalenknackende Räuber.

Diese Hypothese ist Kern einer Interpretation von VERMEIJ über die Evolution von Gastropoden im marinen (VERMEIJ 1977 a) und limnischen (VERMEIJ 1978) Bereich. Er sieht in allen Fällen eine Koevolution von Räubern und Gastropoden als Beute und diskutiert die in der Phylogenese fortschreitende Optimierung der Gastropodengehäuse in der Form, Apertur und Skulptur als Wettrüsten gegen die mechanische Zerstörung. Der Unterschied der skulpturarmen Gehäuse der normalen Süßwasserfauna gegenüber stärker skulpturierten Gastropoden in Langzeitseen sowie der marinen Fauna wird erkannt (VERMEIJ 1978) und durch die zurückgebliebene Spezialisierung von molluscivoren Räubern in der normalen Süßwasserfauna begründet.

Bei der Diskussion dieser These ist streng zwischen Skulpturen und anderen Schalenparametern wie relative Gewindehöhe, Umbilicusbildung, longitudinaler und bezahnter Apertur, Operculum-Ausbildung und Schalendicke zu unterscheiden. Während die Argumentation VERMEIJ (1977 a) hinsichtlich des Adaptivwertes der letzteren Schalenparameter bei marinen Gastropoden plausibel erscheint, ergeben sich für die Deutung der komplexen Schalenskulpturen in Langzeitseen Schwierigkeiten bei der generellen Anwendung der Koevolutions-Hypothese. In Kap. 5.3.4. wurden die Fakten zu dieser Kritik herausgearbeitet.

Einwände gegen die Räuber-Beute-Hypothese:

- Die meisten der bekannten offenen Gewindeformen (Skalariden) limnischer Spezies, nämlich 4 von weltweit 5 (Kap. 4.5.3.), kommen in Langzeitseen vor, obwohl dieser Schalenformtyp sehr instabil und leicht zerstörbar ist.
- Skulpturen wie die Stachelbildungen der Tanganyika-Spezies, welche scheinbar die Schalen gegenüber Freßfeinden vergrößern, sind funktional als Siphobildungen zu erklären und brauchen deshalb nicht als Schutzmechanismen gedeutet zu werden. Ein Beleg für diese Interpretation ist die Korrelation der Siphobildung mit dem Substrattyp Weichboden und der größeren Wassertiefe.
- Während COHEN (1985) für Gastropodenevolution im Tanganyikasee das Räuber-Beute-Modell bevorzugt, stellen JOHNSTON & COHEN (1987) einschränkend fest, daß keine Umweltfaktoren bekannt sind, die die morphologischen Unterschiede von Populationen von *Lavigeria nassa* an verschiedenen Orten des Sees erklären können.
- Eine mechanische Verstärkung ist von Schalenrippen und Kielen zu erwarten, nicht aber von Tuberkeln und Periostracalhaaren. Diese Skulpturen erhöhen im Gegenteil die Griffigkeit der Gehäuse für den Zugriff der Scheren von Krabben.
- In verschiedenen ostafrikanischen Seen sind Krabben und Cichliden als molluscivore Räuber vorhanden, die Skulptur der Gastropoden ist jedoch, relativ zum Tanganyikasee, schwach ausgeprägt.
- Im zirkummediterranen Gebiet ist die Verbreitung von Süßwasserkrabben nicht mit stärker skulpturierten Gastropodenarten korreliert.
- In Seen mit dichten Krabbenvorkommen (z. B. Sapancasee, Türkei) sind unskulpturierte Gastropodenarten individuenreich vertreten (Kap. 5.3.4).
- Im Ohridsee existiert eine sehr stark skulpturierte Gastropodenfauna. Gegenüber der Umgebung des Gewässers ist aber keine Häufung von auf Mollusken

spezialisierten Räubern festzustellen. Krabben sind im Ohridsee nur lokal, sehr spärlich und ohne intralakustrische Speziation vertreten. Ferner sind auch keine molluscivoren Spezialisierungen von Fischen bekannt. Es gibt im Ohridsee kein Taxon potentieller Räuber von Gastropoden, das mit diesen in eine koevolutive Beziehung zu bringen wäre.

- Die sehr kleinen, stark skulpturierten Arten des sublakustrischen Interlithons im Ohridsee werden von größeren Räubern wie Fischen nicht erreicht.
- Schalendicke und Skulpturierung können bei Gastropoden unabhängig voneinander verstärkt werden.
- Kalziumreichtum in Langzeitseen ist keine hinreichende Bedingung für Dickchaligkeit, wie die dünnschaligen Gastropoden des kalkreichen Ohridsees beweisen.
- Im Tanganyikasee existiert eine größere Zahl von unskulpturierten, dünnschaligen und ubiquitären Arten, welche für molluscivore Räuber eine bevorzugte Beute sein müßten. Damit müßte der Selektionsdruck auf die stark skulpturierten Endemiten vermindert sein.
- Gerade der Protoconch von Süßwassergastropoden ist oft stark skulpturiert, ohne im Juvenilgehäuse eine Fortsetzung zu finden.
- Eine mechanische Verstärkung alleine durch periostracale Leisten und Haare ist kaum vorstellbar. Bei *Planorbarius corneus* wird auf dem Protoconch sogar eine Reihe kleiner Gruben gebildet.
- Wie die Gastropoden haben auch Bivalvier die prinzipielle Fähigkeit, komplexe Muster in ganz unterschiedlichem Maß auszubilden. Dennoch sind sie im Tanganyikasee zwar mit endemischen Arten, aber nur mit glatten Schalen vertreten.

Die Koevolutions-Hypothese (Räuber-Beute-Beziehung) kann aus diesen Gründen die Evolution von Schalensculptur bei Gastropoden nicht hinreichend erklären.

7.3.4. Weitere Hypothesen

Die Annahme der direkten, marinen Herkunft der Gastropoden des Tanganyikasees (Reliktsee-Hypothese) ist keine funktionale, sondern eine historische Erklärung, welche allerdings mit zunehmender Kenntnis der Anatomie und systematischen Verwandtschaft der Tiere schon früh aufgegeben werden mußte und heute auch für alle anderen Langzeitseen indiskutabel ist.

Sicherlich lassen sich eine Reihe weiterer Beziehungen zwischen Organismus und Umwelt konstruieren, die aber nur zur teilweisen Erklärung der Funktion von Schalensculptur beitragen können. Will man Siphon- und Stachelbildungen überhaupt noch als Sculptur im eigentlichen Sinne und nicht als Ausdruck von „Schalenform“ auffassen, so sind hiermit zweifelsohne, wie bereits in Kap. 5.3.3 diskutiert, spezielle Funktionen wie die des Beuteerwerbs (PAINE 1966), der Ernährung als Filtrierer (LINSLEY et al. 1978) oder der Chemotaxis verbunden. Sculpturen und vor allem Pigmentmuster werden bei bestimmten Arten zur Tarnung dienen. Ein allgemeines Modell zur adaptiven Entstehung komplexer Schalensculptur von Gastropoden in Langzeitseen kann daraus aber nicht abgeleitet werden.

7.4. Wissenschaftstheoretische Problematik

Das Ziel, Kriterien zur Annahme der plausibelsten der bisher bekannten Hypothesen zur Funktion komplexer Schalensculptur zu finden, konnte insofern nicht

erfüllt werden, als gegen jede der vorhandenen Hypothesen genügend Gründe vorgebracht werden konnten, um sie als unhaltbar abzulehnen. Dabei war eigentlich vom Autor zu Beginn der Untersuchung eine Variante der physiologischen Hypothese favorisiert worden, was sich noch in den Schwerpunkten des analytischen Teils widerspiegelt. Dennoch ist das negative Ergebnis nun durchaus hilfreich und schuf die Voraussetzungen zur Emergenz eines qualitativ andersartigen Erklärungsweges.

Unter der Voraussetzung, daß die ermittelten Daten stimmen und die Bewertung der Argumente logisch konsistent erfolgte, verbleiben folgende Lösungsmöglichkeiten des Problems:

1. Es sind weitere Hypothesen denkbar, die noch nicht gefunden und geprüft werden konnten.

Die absolute Vollständigkeit einer Hypothesensammlung ist grundsätzlich nicht beweisbar. An dieser Stelle mit der Suche aufzuhören hieße, mit vorliegender Arbeit ein arbeitsökonomisch hilfreiches Zwischenstadium für zukünftige Untersuchungen zurückzulassen. Die bisherige gründliche Prüfung des altbekannten Problems räumt dieser Möglichkeit jedoch nur eine sehr geringe Chance ein.

2. Es existieren keine weiteren Hypothesen.

Die Annahme dieses Falles würde den höchst unangenehmen Zustand provozieren, ein Naturphänomen ohne kausale Erklärung zu kennen.

Beide Fälle stellen relativ unbefriedigende Lösungen dar. Der Ausweg aus dem Dilemma könnte durch Rückgriff auf die Fragestellung gesucht werden, die lautete: Woran sind die komplex skulpturierten Gastropoden aus Langzeitseen angepaßt?

Sie impliziert ein darwinistisches Dogma, daß alles Lebende einem ständigen Selektionsdruck der Umwelt unterliegen müsse. Könnte nicht auch die qualitativ veränderte Frage formuliert werden:

Sind komplex skulpturierte Gastropoden in Langzeitseen angepaßt? Gibt es eine funktionale Erklärung des Trends zu komplexen Musterbildungen in Langzeitbiotopen?

Es soll in folgender Synthese versucht werden, eine kausale, aber nicht funktional-adaptive Erklärung für das beschriebene Phänomen zu geben.

8. Schlußfolgerungen — eine evolutionsbiologische Synthese

Die Frage der Funktion komplexer Skulptur von Gastropodenschalen führte zur Diskussion verschiedener Modelle, wobei der Koevolutionshypothese der höchste Erklärungswert zukommt. Nach ihr sollen stärker skulpturierte Schalen besseren Schutz in einer Räuber-Beute-Beziehung bieten, die sich in stabilen Ökosystemen intensiviert. Diese Hypothese wurde von VERMEIJ & COVICH (1978) auch für Süßwasserschnecken in Langzeitseen betrachtet, in denen Artengemeinschaften mit besonders hohem Skulpturierungsgrad vorkommen.

In den meisten Fällen genügt diese adaptive Interpretation. Die Grenzen des Paradigmas wurden jedoch aufgezeigt. Die wichtigsten Gegenargumente sind:

- Komplexe Schalenskulpturen bei Gastropoden im rezenten Ohridsee und im miozänen Steinheimer See entwickelten sich trotz des Fehlens von koevolutiv adaptierten Räubern.
- Häufig existieren Skulpturen wie Periostracalhaare, die nicht schalenverstärkend wirken können.

- Skulpturvermehrung tritt unabhängig von Schalenverdickung auf.
- Skulpturtragende Spezies koexistieren mit glatten, dünnchaligen.
- Skalariden – das sind frei gewundene und damit leicht zerstörbare Schalen – kommen in Langzeitseen am häufigsten vor.

Hier scheint das Adaptationistenprogramm (MAYR 1982) in Erklärungsnot gekommen zu sein und damit der geeignete Ansatz zu einer neuen und andersartigen Hypothese vorzuliegen. Sie geht von der Möglichkeit der Entwicklung selektions-neutraler Merkmale bei Organismen unter bestimmten ökologischen Voraussetzungen aus.

Eine erste Bedingung liegt in der Etablierung eines – im erdgeschichtlichen Maßstab – über lange Zeit bestehenden Ökotops. Dabei ist für limnische Gastropoden ein über mehrere hunderttausend Jahre existierendes und kontinuierlich bewohnbares Gewässer gemeint.

Eine zweite Voraussetzung liegt im Übergang der Biozönose zu einem evolutiv geschlossenen System mit der Herausbildung endemischer Arten bei koevolutiver Einnischung. Hiermit einhergehend ist eine Veränderung von r-selektiver zu K-selektiver Individuenstruktur. Dieser adaptive Prozeß führt zur Spezialisierung der Arten und effektiveren Nutzung der Ressourcen unter voller Auslastung der gegebenen Umwelttragfähigkeit. Die im gesättigten System zunächst auftretende verstärkte Konkurrenz wird somit langfristig im koevolutiven Gleichgewicht wieder vermindert (LOESCHKE 1984).

Damit ist eine Phase erreicht, in der der Selektionsdruck und der evolutive Optimierungsprozeß abgeschwächt werden. Mutativ oder modifikativ entstandene Merkmalsverschiebungen werden von der Umwelt des Individuums nun eher toleriert, woraus eine gesteigerte Variabilität resultiert. Derselbe Effekt ist auch bei der Domestikation an Haustieren zu beobachten. So bilden sich zunehmend Merkmale aus, die unter den gegebenen Systembedingungen weder besonders nachteilig noch in erster Linie nützlich sind. Zum Vorschein kommen quantitative Verschiebungen des Musterbildungsprogrammes innerhalb der Bauplanlimitierung, wie z. B. in Schalen-skulpturen. Mutation ohne Selektion gibt hier eine kausale, aber nicht adaptive Erklärung für die Entstehung von Schalen-skulptur.

Diese Neutralitätshypothese erklärt verschiedene Phänomene besser als die Koevolutionshypothese:

- Die hohe intraspezifische Variabilität der Gehäuse endemischer Gastropoden in Langzeitseen (GORTHNER & MEIER-BROOK 1985; MENSINK 1984; JOHNSTON & COHEN 1987; GEARY 1990) wird besser durch verminderten als durch erhöhten (stabilisierenden) Selektionsdruck in einer Räuber-Beute-Beziehung erklärt.
- Die Tendenz zu verstärkter Musterbildung ist von Art zu Art, je nach morphogenetischer Plastizität und genetischer Anlage verschieden (vgl. DAVIS 1981). Somit können Arten auch ihre einfache Skulptur behalten, obwohl sie im selben Ökosystem leben.
- In Langzeitbiotopen werden alle bauplanbedingt möglichen Phänotypen entwickelbar, ob es sich nun um komplexe Schalen-skulptur oder erhöhte bis freie Windungsform handelt.
- Eine zu beobachtende graduelle Skulpturevolution (GEARY 1990) ist besser mit genetischer und morphodynamischer Drift als durch externe Limitierung und „adaptive peaks“ erklärt.

- Biotopstabilität bezüglich Temperaturschwankungen ist z. B. in tropischen Breiten, in den Tiefen der Seen und in Thermalquellen gegeben. Damit findet der Trend zu Skulpturbildung bei ubiquitären tropischen Gastropoden (Kap. 5.1.2; GRAUS 1974), bei *Valvata piscinalis* im tiefen Wasser des Alpsees (Kap. 4.2.2.4 und 4.4.1.6) und bei Thermalfaunen (z. B. bei *Melanopsis*, KORMOS 1905) eine einfache gemeinsame Erklärung, die durch mechanistische Hypothesen kaum zu leisten ist.
- Der Protoconch von Süßwassergastropoden trägt meist eine stärker ausgeprägte Skulptur als der Teleoconch. Dies könnte auf die physiologisch stabileren Bildungsverhältnisse im Schutz der Eihülle bei fehlenden mechanisch selektiven Anforderungen zurückzuführen sein.
- In einigen Versuchen der vorliegenden Arbeit bildeten Spezies Schalenskulptur gerade in Populationen, die aus großen und zahlreichen Individuen bestanden, d. h. unter autökologisch optimalen Bedingungen gezüchtet worden waren (Kap. 4.4.2.3 und 4.4.2.4). Die Voraussetzungen waren für jede Spezies ganz unterschiedlich (Variablen: Ionenart und Ionenkonzentration oder Temperatur). Auch in der Natur wird *Potamopyrgus jenkinsi* (STEUSLOFF 1939) oder *Bithynia tentaculata* (REGIUS 1939) mit stärkerer Skulpturierung und Variabilität dort angetroffen, wo sie zahlreich vorkommen. Diese Korrelation kann durch die Neutralitätshypothese mit vermindertem Umweltstress, und damit geringerem Selektionsdruck interpretiert werden. Skulpturbildung ist ein mögliches Nebenprodukt bei Milieubedingungen im jeweiligen physiologischen Optimum der Spezies, angezeigt durch hohe Individuenhäufigkeit. Die Koevolutionshypothese würde den gegenteiligen Effekt vorhersagen.
- Einsetzende Fluktuation der Umwelt, etwa durch Eutrophierung eines Sees, kann zum Rückgang der skulpturierten Arten führen (COVICH 1976). Dies kann auch ohne Zerstörung eines koevolutionen Räuber-Beute-Verhältnisses erklärt werden durch Aufhebung der Selektions-Neutralität dieser Merkmale mit der nun wieder geforderten Adaptation durch euryöke r-Strategien.
- Bei Betrachtung des Skulpturmusters der verschiedensten Taxa (Vivipariden, Patelliden, Muriciden) ist ein und dasselbe hierarchische Bauprinzip mit lateraler Inhibition erkennbar (Abb. 15 und Kap. 4.4.1.5.4). Die Größenverhältnisse der Elemente (Schalendornen, Periostracalhaare, Mantelrandtentakel) innerhalb eines Individuums sind damit eher erklärbar durch interne, bauplanbedingte „Beiprodukte“ eines allen Spezies gemeinsamen, marginalen Schalenwachstums, als durch externe selektive Regulative bezüglich der absoluten Dimensionen bei so extrem unterschiedlichen Umwelten dieser Arten.

Aus der Literatur lassen sich nicht allzu viele Quellen zur Stützung eines Modells zur Entstehung nicht-adaptiver Merkmale ausfindig machen. Eine nicht-funktionale Deutung („fabricational noise“) von Schalenmerkmalen bei Bivalviern stellte SEILACHER (1973) dar. Darauf berufen sich auch GOULD & LEWONTIN (1979) in ihrer tiefgreifenden Kritik des Panselktionismus. GOULD (1984) befaßte sich konkret auch selbst mit Nicht-Adaptivität bei Gastropoden. In einer ersten holistischen Studie über Schalenskulptur bezeichnet ANNANDALE (1924: 74) diese als mögliches Beiprodukt: „... the animal's energy had been turned aside from profuse reproduction to pure decoration . . .“. JOHNSTON & COHEN (1987) schließen aus dem unterschiedlichen Variationsmuster zweier Spezies des Tanganyikasees, daß äußere physische Parameter dieses schalenmorphologische Verbreitungsmuster alleine nicht erklären

können. Abgesehen von Mollusken sieht RIBBINK (1985) in Farbmustervariationen malawianischer Cichliden ein Feld für nichtadaptive Erklärungen und WRIGHT (1987) kommt für die Evolution früher Landpflanzen zur selben Annahme.

Als indirekte Grundlagen zur Form und Rechtfertigung der Neutralitätshypothese sind weitere Arbeiten zu zitieren. Die Genetik nichtselektiver phänotypischer Evolution durch genetische Zufallsdrift beschreibt LANDE (1976). CARSON (1975) diskutiert die Bedeutung nicht-selektiver Evolutionsphasen für Speziationsprozesse und Reorganisation des Genoms. LOESCHKE (1984) diskutiert die Bedingungen koevolutionärer Gleichgewichte unter verminderter Konkurrenz, wie sie für Langzeitbiotope typisch sind. Zur allgemeinen Modellbildung und Bewertung der Rolle von Stabilität von Ökosystemen trägt die „stability-time“-Hypothese von SANDERS (1968) und ihre palökologische Anwendung in BRETSKY & LORENZ (1970) bei. CAMERON & DILLON (1984) untersuchen unter anderem die Rolle von Habitatstabilität bei terrestrischen Gastropoden. Über Stabilität, Spezies- und Skulpturdiversität, auch bezüglich komplexer Verhältnisse in Langzeitseen, publizierte HUBENDICK (1952, 1962).

Die hier vertretene, nicht-funktionale Interpretation von Skulpturmustern fordert evolutionsbiologische Konsequenzen und theoretische Überlegungen, auf die an dieser Stelle nur insoweit eingegangen werden kann und soll, wie es der Vermeidung möglicher Mißverständnisse dient.

Eine adaptationistische und eine neutralistische Sichtweise sind nicht notwendigerweise widersprüchlich, sondern können als komplementär aufgefaßt werden. Die katastrophale und mit Umweltinstabilität verbundene Neuentstehung eines Ökosystems wird zunächst von funktional-adaptiven Entwicklungen der Organismen begleitet, während nach langer Zeit mit kontinuierlicher Stabilität die nicht-funktionalen Evolutionstrends ermöglicht werden. Es besteht also eine zeitliche Zyklizität der Evolutionsbedingungen in der Erdgeschichte, die eine phasenunabhängige Definition der biologischen Funktionen von Merkmalen der Organismen nicht zuläßt.

Eine nicht-adaptive Merkmalsentwicklung ist deswegen nicht auch zugleich umweltunabhängig. So können z. B. Salinitätsschwankungen eines Sees durchaus mit Skulpturentwicklungen parallel verlaufen, was aber nicht heißt, daß die jeweiligen Merkmalsverschiebungen Anpassungen an diese Umwelteinflüsse sind. Die Umwelt bestimmt zwar die Möglichkeit zur Entwicklung komplexer Muster (nämlich positiv bei Annäherung an ein physiologisches Optimum des Organismus), nicht aber die Ausprägung des Merkmals selbst. Somit besteht kein funktionaler Zusammenhang trotz Umweltkorrelation.

Langzeitstabilität, zumindest in limnischen Ökosystemen, ist wohl eher die seltene Ausnahme auf der Erde und damit sind nichtadaptive Entwicklungstrends nur Randerscheinungen. Jedoch ist Ökotoxopstabilität in Raum und Zeit nicht gleich bzw. nicht zufällig verteilt. Für die Formulierung der Evolutionstheorie war sicher nicht unwesentlich, daß dies in einem in den instabilen gemäßigten Breiten angesiedelten Kulturkreis zu einer historisch wie erdgeschichtlich revolutionären Zeit (industrielle Revolution und Bevölkerungsexplosion bzw. postglazial) geschah. Obgleich nicht-adaptive Evolutionsphasen in limnischen Ökosystemen die Ausnahme darstellen, ist damit noch nichts über die Bedeutung der dabei entwickelten Merkmale für die Phylogenie insgesamt ausgesagt. Eventuell stellt verminderter Selektionsdruck und erhöhte phänotypische Variabilität eine innovativ wichtige „Spielwiese“ zur Erreichung neuer adaptiver Zonen und Funktionszusammenhänge für eine Spezies dar.

9. Literatur

- ADAM, K. D. (1980): Das Steinheimer Becken — eine Fundstätte von Weltgeltung. — Jh. Ges. Naturkde. Württ., **135**: 32–144; Stuttgart.
- ADAM, W. (1947): Revision des Mollusques de la Belgique, I. Mollusques terrestres et dulci-coles. — Mem. Mus. roy. Hist. nat. Belgique, **106**: 1–298; Brüssel.
- ANCEY, C. F. (1906): Réflexion sur la faune malacologique du lac Tanganika et catalogue des mollusques de ce lac. — Bull. Sci. Fr. Belg., **40**.
- ANNANDALE, N. (1919): The Gastropod fauna of old Lake-beds in upper Burma. — Rec. geol. Surv. India, **50**: 209–240; Calcutta.
- (1921): Zoological results of a tour in the far east. The viviparous water-snail of Lake Biwa, Japan. — Mem. As. Soc. Bengal., **6**: 399–402.
- (1924): The Evolution of the Shell-Sculptur in Freshwater snails of the Family Viviparidae. — Proc. roy. Soc. London, B, **96**: 60–76; London.
- ANNANDALE, N. & SEWELL, R. B. S. (1921): Vivipara. — Rec. Indian Museum, **22**: 217–292; Calcutta.
- BAHRIG, B. (1980): Die Geologie der tertiären Sedimente im Ostteil des Steinheimer Beckens. 102 S.; Dipl. arb. Univ. Bochum.
- BAHRIG, B., MENSINK, H. & MERGELSBERG, W. (1986): Das Steinheimer Becken (Süd-deutschland); Erläuterungen zu einer geologischen Karte 1:10 000. — Bochumer geol. geotechn. Arb., **21**: 1–31; Bochum.
- BAJOR, M. (1965): Zur Geochemie der tertiären Süßwasserablagerungen des Steinheimer Beckens, Steinheim am Albuch (Württemberg). — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **7**: 355–386; Freiburg.
- BAKER, F. C. (1945): The Molluscan Family Planorbidae. 530 S.; Urbana (University of Illinois press).
- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. — Facies, **7**: 1–198. Erlangen.
- BASCH, P. F. (1968): A scalariform *Biomphalaria glabrata*. — Nautilus, **82**: 21; Havertown.
- BAUMANN, E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). — Arch. Hydrobiol., Suppl., **1**; Stuttgart.
- BEAUCHAMP, R. S. A. (1946): Lake Tanganyika. — Nature, **157**: 183–184; London.
- BECKER, K. (1949): Untersuchungen über das Farbmuster und das Wachstum der Mollusken-schale. — Biol. Zentralbl., **68**: 263–288; Leipzig.
- BINDER, E. (1967): La coquille embryonnaire des Valvatidae (Moll., Gastropoda). — Arch. Moll., **96**: 21–24; Frankfurt.
- BOCK, W. J. & WAHLERT, G. V. (1965): Adaptation and the form-function complex. — Evolution, **19**: 269–299; Los Angeles.
- BOETERS, H. D. (1984): Potamopyrginae, a new subfamily of the Hydrobiidae (Prosobranchia: Rissoacea). — Basteria, **48**: 13–15; Lisse.
- BOETTGER, C. R. (1949 a): Hinweise zur Frage der Kielbildung auf der Schale der Wasserschnecke *Potamopyrgus crystallinus jenkinsi* (E. A. SMITH). — Arch. Moll., **77**: 63–72; Frankfurt.
- (1949 b): Über das Auftreten einer erblichen Schalenabweichung bei einer Posthornschnecke. — Abh. Braunsch. wiss. Ges., **1**: 1–7; Braunschweig.
- (1950): Ein Beitrag zur Frage des Ertragens von Brackwasser durch Molluskenpopulationen. — Hydrobiologia, **2**: 360–379; Den Haag.
- BONDESEN, P. & KAISER, E. W. (1949): *Hydrobia (Potamopyrgus) jenkinsi* SMITH in Denmark, illustrated by its ecology. — Oikos, **1**: 252–282; Copenhagen.
- BOSS, K. J. (1971): Critical estimate of the number of recent Mollusca. — Occ. Papers Moll., MCZ Harvard University, **3**: 81–135; Cambridge.
- (1978): On the evolution of gastropods in ancient lakes. — In: FRETTER, V. & PEAKE, J. (Hrsg.): Pulmonates, 2 A: S. 385–428; London (Academic Press).
- BOTTJER, D. J. & CARTER, J. G. (1980): Functional and phylogenetic significance of projecting periostracal structures in the Bivalvia (Mollusca). — J. Paleontol., **54**: 200–216; Tulsa/Oklah.
- BOUCOT, J. (1982): Ecophenotypic or genotypic? — Nature, **296**: 609; London.

- BOURGUIGNAT, J. R. (1885): Notice prodromique sur les Mollusques terrestres et fluviatiles recueillis par M. Victor Giraud dans la région meridionale du lac Tanganika. — Paris.
- (1888): Iconographie malacologique des animaux Mollusques fluviatile du lac Tanganika. 82 S.; Paris.
 - (1889): Mélanidées du lac Nyassa, suivies d'un aperçu comparatif sur la faune malacologique de ce lac avec celle du grand lac Tanganika. — Bull. Soc. malacol. France, 6: 1; Paris.
 - (1890): Histoire malacologique du Lac Tanganika. — Ann. Sci. nat. Zool., 10: 1–267; Paris.
- BOYCOTT, A. E. (1929): The inheritance of ornamentation in var. *aculeata* of *Hydrobia jenkinsi*, SMITH. — Proc. malacol. Soc. London, 18: 230–234; London.
- BOYCOTT, A. E., OLDHAM, C. & WATERSTON, A. R. (1932): Notes on the lake *Lymnaea* of south-west Ireland. — Proc. malacol. Soc. London, 20: 105–127; London.
- BRETSKY, P. W. & LORENZ, D. M. (1970): Adaptive response to environmental stability: a unifying concept in paleoecology. — Proc. north Amer. paleont. convention, 1969, Vol I, Part E: 522–550; Chicago.
- BROOKS, J. L. (1950): Speciation in ancient lakes. — Quart. Rev. Biol., 25: 30–60; 131–176; Baltimore.
- BROWN, D. S. (1980): Freshwater Snails of Africa and their Medical Importance. 487 S.; London (Taylor & FRANCIS).
- BÜTTNER, D. (1982): Biometrie und Evolution der *Viviparus*-Arten aus der Plio-Pleistozän-Abfolge von Ost-Kos (Dodekanes, Griechenland). — Berliner geowiss. Abh., A, 42: 1–79; Berlin.
- CAIN, A. J. (1977): Variation in the spire index of some coiled gastropod shells, and its evolutionary significance. — Phil. Trans. roy. Soc. London, B, 277: 377–428; London.
- CALOW, P. (1974): Evidence for Bacterial feeding in *Planorbis contortus* L. (Gastropoda: Pulmonata). — Proc. malacol. Soc. London, 41: 145–156; London.
- (1978): The evolution of life-cycle strategies in freshwater gastropods. — Malacologia, 17: 351–364; Ann Arbor.
 - (1981): Adaptational aspects of growth and reproduction in *Lymnaea peregra* (Gastropoda: Pulmonata) from exposed and sheltered aquatic habitats. — Malacologia, 21: 5–13; Ann Arbor.
- CALOW, P. & CALOW, L. J. (1975): Cellulase activity and niche separation in fresh water gastropods. — Nature, 255: 478–480; London.
- CAMERON, R. A. D. & DILLON P. J. (1984): Habitat stability, population histories and patterns of variation in *Cepaea*. — Malacologia, 25: 271–290; Ann Arbor.
- CARLANDER, K. D. (1969): Handbook of freshwater fishery biology, 1. 752 S.; Ames (Iowa State University Press).
- CAROTHERS, J. L. & ALLISON, R. (1968): Control of snails by the redear (shell cracker) sunfish. — FAO Fish Report 44: 399–406; Proc. World Symp. Warmwater Pond Fish Cult. Rome.
- CARSON, L. H. (1975): The genetics of speciation at the diploid level. — Amer. Naturalist, 109: 83–92; Chicago.
- CARRIKER, M. R. (1972): Observations on removal of spines by Muricid Gastropoda during shell growth. — Veliger, 15: 69–74; Berkeley.
- CARTER, R. M. (1968): On the biology and palaeontology of some predators of bivalved Mollusca. — Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol., 4: 29–65; Amsterdam.
- CLARK, G. R. (1968): Mollusc shell: Daily growth lines. — Science, 161: 800–802; Washington.
- CLARKE, A. H. (1973): The freshwater molluscs of the Canadian interior basin. — Malacologia, 13: 1–509; Ann Arbor.
- CLESSIN, S. (1873): Ueber Gehäusemissbildungen der Planorben. — Malakozool. Blätter, 20: 68–83; Kassel.
- COHEN, A. C. (1985): Evolution of predator prey interaction in ancient lakes: implications for coevolution in marine environments. — S. 550; Geological Society of America, 98th annual meeting, Orlando/Florida.

- COOK, P. M. (1949): A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viviparus* (L.). — Proc. malacol. Soc. London, 27: 265–272; London.
- COPPOIS, G. & VOS, L. DE (1986): Two different striation patterns of the protoconch in Galapagos Bulimulidae: an S. E. M. study. — J. Moll. Stud., 52: 106–109; London.
- CORNET, J. (1896): Le Tanganyika est-il un „Relicten-See“? — Le Mouvement géographique: 25–26.
- COVICH, A. P. (1976): Recent changes in molluscan species diversity of a large tropical lake (Lago de Peten, Guatemala). — Limnol. Oceanogr., 21: 51–59; Lawrence.
- CROTHERS, J. H. (1983): Variation in dog-whelk shells in relation to wave action and crab predation. — Biol. J. Linn. Soc., 20: 85–102; London.
- CUNNINGTON, W. A. (1920): The fauna of the African lakes: a study in comparative limnology with special reference to Tanganyika. — Proc. zool. Soc. London, 40: 507–622; London.
- DARWIN, C. (1859): The origin of species. London (John Murray).
- (1872): The origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. 6. Aufl.; New York (The modern library). — [Reprint 1948]
- DAVIS, G. M. (1979): The origin and evolution of the gastropod family Pomatiopsidae with emphasis on the Mekong river Triculinae. — The academy of natural science of Philadelphia: Monograph 20.
- DAVIS, G. M. & RUFF, M. D. (1973): *Oncomelania hupensis* (Gastropoda: Hydrobiidae) hybridisation, genetics and transmission of *Schistosoma japonicum*. — Malacol. Rev., 6: 181–197; Whitmore Lake.
- DEGENS, E. T., HERZEN, R. P. v. & HOW-KIN WONG (1971): Lake Tanganyika: Water Chemistry, Sediments, geological Structure. — Naturwissenschaften, 58: 229–241; Berlin, Heidelberg (u. a.).
- DEGENS, E. T. & LOVE, S. (1965): Comparative Studies of Amino Acids in Shell Structures of *Gyraulus trochiformis* STAHL, from the Tertiary of Steinheim, Germany. — Nature, 205: 876–878; London.
- DOBZHANSKY, T. (1950): Evolution in the tropics. — Amer. Scientist, 38: 209–221; New Haven.
- DUDGEON, D. (1989): Crab predation upon tropical freshwater gastropods. — In: MEIER-BROOK, C. (Hrsg.): Abstr. Tenth intern. malacol. Congr: S. 59; Tübingen.
- DUSSART, G. B. J. (1977): The ecology of *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH) in north west England with a note on *Marstoniopsis scholtzi* (SCHMIDT). — J. moll. Stud., 43: 208–216; London.
- EHRMANN, P. (1949): Mollusca, Weichtiere. — In: BROHMER (Hrsg.): Fauna von Deutschland: S. 60–103; Heidelberg (Quelle & MEYER).
- ELDRIDGE, N. & GOULD, S. J. (1972): Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. — In: SCHOPF, T. J. M. (Hrsg.): Models in Paleobiology: S. 82–115; San Francisco (Freeman).
- ERMENROUT, B., CAMPBELL, J. & OSTER, G. (1986): A model for shell patterns based on neural activity. — Veliger, 28: 369–388; Berkeley.
- FENCHEL, T. M. (1975 a): Factors determining the distribution patterns of mud snails (Hydrobiidae). — Oecologia, 20: 1–17; Berlin.
- (1975 b): Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). — Oecologia, 20: 19–32. Berlin.
- FIORONI, P. (1982): Larval organs, larvae, metamorphosis and types of development of Mollusca — a comprehensive review. — Zool. Jb., Anat., 108: 375–420; Jena.
- FIORONI, P. & SCHMEKEL, L. (1975): Entwicklung und Biotopabhängigkeit bei Gastropoden — ein entwicklungsgeschichtlicher Vergleich. — Forma et functio, 8: 209–252; Braunschweig.
- FOLTZ, D. W., OCHMAN, H., JONES, J. S. & SELANDER, R. K. (1985): Genetic heterogeneity within and among morphological types of the parthenogenetic snail *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH, 1889). — J. Moll. Stud., 51: 242; London.
- FRAAS, E. (1903): Führer durch das Kgl. Naturalien-Kabinett zu Stuttgart. I. Die geognostische Sammlung Württembergs im Parterre-Saal. Zugleich ein Leitfaden für die geologi-

- schen Verhältnisse und die vorweltlichen Bewohner unseres Landes. 82 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- FRANZ, V. (1932): Morphometrie, Phylogenie und Geographie der europäischen fossilen und rezenten Paludinen. — Denkschrift med. naturwiss. Ges. Jena, **18**: 1–160; Jena.
- FRENZEL, P. (1979): Biology and population dynamics of *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH) (Gastropoda: Prosobranchia) in the littoral of Lake Constance. — Arch. Hydrobiol., **85**: 448–464; Stuttgart.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. (1962): British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. 755 S.; London (Ray Soc.).
- FRÖBRICH, G., MANGESDORF, J., SCHAUER, T., STREIL, J. & WACHTER, H. (1977): Gewässerkundliche Studie über sechs Seen bei Füssen im Allgäu. — Schriftenreihe Bayer. Landesamt. f. Wasserwirtschaft, **3**: 1–176; München.
- FRÖMMING, E. (1953): Über die Variation der Gehäusefärbung bei Sumpfdeckelschnecken (*Viviparus*) innerhalb derselben Population. — Arch. Hydrobiol., **48**: 260–265; Stuttgart.
- FUCHS, T. (1870 a): Die Fauna der Congerienschichten von Radmanest im Banate. — Jb. k. k. geol. Reichsanst., **20**: 343–363; Wien.
- (1870 b): Die Fauna der Congerienschichten von Tihany am Plattensee und Kup bei Papa in Ungarn. — Jb. k. k. geol. Reichsanst., **20**: 531–548; Wien.
- FUCHS, V. E. (1936): Extinct pleistocene mollusca from lake Edward, Uganda, and their bearing on the Tanganyika problem. — J. Linn. Soc. London, Zool., **40**: 93–106; London.
- GASCHOTT, O. (1927): Die Mollusken des Litorals der Alpen- und Voralpenseen im Gebiete der Ostalpen. — Internat. Rev. ges. Hydrobiol., **17**: 305–335; Leipzig.
- GEARY, D. H. (1990): Patterns of evolutionary tempo and mode in the radiation of *Melanopsis* (Gastropoda: Melanopsidae). — Paleobiology, **16**: 492–511; Jacksonville.
- GERMAIN, L. (1913): Origine de la Faune fluviatile de l'Est Africain. — S. 559; IX. Congr. internat. Zool. Monaco.
- (1920): Histoire ocanographique des Lacs de l'Afrique orientale. — Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, **369**; Monaco.
- (1930): Mollusques terrestres et fluviatiles. — In: LECHEVALIER (Hrsg.): Faune de France. 897 S.; Paris.
- GERSTFELDT, G. (1859): — Mem. Acad. imp. Sci. St. Petersburg, **9**: 507–548.
- GEYER, D. (1918): Die *Planorbis*-Untergattung *Gyraulus* AGASSIZ. — Jb. preuß. geol. Landesanst., **39**: 103–147; Berlin.
- GIERER, A. & MEINHARDT, H. (1972): A theory of biological pattern formation. — Kybernetik, **12**: 30–39; Berlin, Göttingen & HEIDELBERG.
- GITTENBERGER, E. (1987): Observations on speciation, perceived by systematists. — In: HOVENKAMP et al. (Hrsg.): Systematics and Evolution: a matter of diversity: S. 97–107; Utrecht (Utrecht University).
- GLÖER, P., MEIER-BROOK, C. & OSTERMANN, O. (1980): Süßwassermollusken. — 73 S.; Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung (Hrsg.); Hamburg.
- GORDON, J. & CARRIKER, M. R. (1978): Growth lines in a bivalve mollusc: subdaily patterns and dissolution of the shell. — Science, **202**: 519–521; Washington.
- GORTHNER, A. (1984 a): Die Bedeutung der Steinheimer Schnecken für die Evolutionstheorie. — Mitt. dt. malakol. Ges., **37**: 56–64. Frankfurt.
- (1984 b): *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae) im Steinheimer Becken und Ochridsee — ein Vergleich als Beitrag zur Kenntnis der Ökologie und Evolutionsbedingungen. — 138 S.; Dipl. arb. Univ. Tübingen.
- (1988): Makroevolution in Langzeitseen. — Eclogae geol. Helv., **81**: 915–921; Basel.
- GORTHNER, A. & MEIER-BROOK, C. (1985): The Steinheim Basin as a paleo—ancient Lake. — In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and evolutionary Cycles: S. 322–334; Berlin, Heidelberg, New York & TOKYO (Springer).
- GOTTSCHICK, F. (1911): Aus dem Tertiärbecken von Steinheim a. A. — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Würt., **67**: 496–534; Stuttgart.
- (1919/1920): Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. — Jena. Z. Naturwiss., **56**, N. F. **49**: 155–216; Jena.

- (1925): Noch einmal: Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. – Cbl. Mineral. Geol. Pal., B, 1925: 8–16, 43–51; Stuttgart.
- GOTTSCHECK, F. & WENZ, W. (1916): Die Sylvana-Schichten von Hohenemmingen und ihre Fauna. – Nachrichtsbl. dt. malakozool. Ges., 48: 17–31, 55–74, 97–113. Frankfurt.
- &– (1919–1922): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Albuch. – Nachrichtsbl. dt. malakozool. Ges., 51–54. Frankfurt.
- GOULD, S. J. (1966): Allometry and size in ontogeny and phylogeny. – Biol. Rev. Cambridge phil. Soc., 41: 587–640; Cambridge.
- (1968 a): Ontogeny and the explanation of form: an allometric analysis. – J. Paleont., Mem. II, 42: 81–98; Tulsa/Oklah.
- (1968 b): Phenotypic reversion to ancestral form and habit in a marine snail. – Nature, 220: 804; London.
- (1968 c): Allometry in Pleistocene land snails from Bermuda: the influence of size upon shape. – J. Paleontol., 40: 1131–1141; Tulsa/Oklah.
- (1969): Ecology and functional significance of uncoiling in *Vermicularia spirata*: an essay on gastropod form. – Bull. mar. Sci., 19: 432–445; Miami.
- (1984): Covariance sets and ordered geographic variation in *Cerion* from Aruba, Bonaire and Curacao: a way of studying nonadaptation. – Syst. Zool., 33: 217–237; Lawrence/Kansas.
- GOULD, S. J., WOODRUFF, D. S. & MARTIN, J. P. (1975): Genetics and morphometrics of *Cerion* at Pongo Carpet: a new systematic approach to this enigmatic land snail. – Syst. Zool., 23: 518–535; Lawrence/Kansas.
- GOULD, S. J. & LEWONTIN, R. C. (1979): The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. – Proc. roy. Soc. London, B, 205: 581–598; London.
- GRAHAM, A. (1938): On a ciliary process of food-collecting in the gastropod *Turritella communis* RISSO. – Proc. zool. Soc. London, A, 108: 453–463; London.
- GRAUS, R. R. (1974): Latitudinal trends in the shell characteristics of marine gastropods. – Lethaia, 7: 303–314; Oslo.
- GREENWOOD, P. H. (1984): African cichlids and evolutionary theories. – In: ECHELLE, A. A. & KORNFIELD, I. (Hrsg.): Evolution of fish species flocks. – Orono/ Maine (University of Maine at Orono).
- GROSCHOPF, P. & REIFF, W. (1971): Es war ein Meteoreinschlag. Ergebnis der Bohrungen im Steinheimer Becken. – Kosmos, 67: 520–525; Stuttgart.
- &– (1982): Der geologische Wanderweg im Steinheimer Becken. 2. Aufl., 32 S.; Steinheim a. A. (Bürgermeisteramt Steinheim).
- HAAS, F. (1922): Untersuchungen über den Einfluß der Umgebung auf die Molluskenschale. – Paläont. Z., 4: 120–128; Stuttgart.
- (1938): Über potentielle Skulpturbildung bei *Valvata (Cincinna) piscinalis antiqua* (Sow.). – Arch. Moll., 70: 41–45; Frankfurt.
- HADZISCE, S. (1956 a): II. Beitrag zur Kenntnis der Gastropodenfauna des Ohridsees. – Arch. Hydrobiol., 51: 496–499; Stuttgart.
- (1956 b): III. Beitrag zur Kenntnis der Gastropodenfauna des Ohridsees. – Zbornik na rabotite, Hidrobioloskiot zavod, Ohrid, 4: 57–104. Skopje.
- HADZISCE, S., BURCH, J. B. & PATTERSON, C. M. (1977): The systematic position of *Gocea ohridana*. – Malacologia, 16: 139; Ann Arbor.
- HAECKEL, E. (1904): Art Forms in Nature. 100 S.; New York (Dover Publications). – [Reprint 1974]
- HALBFASS, W. (1922): Die Seen der Erde. – A. Petermanns geogr. Mitt., Ergänzt. heft, 185: 1–163; Gotha.
- HAMILTON-ATTWELL, V. L. & VAN EEDEN, J. A. (1971): A preliminary study on the microsculpture of the shell of some freshwater Basommatophora (Mollusca). – Proc. South Afric. Electr. Micr. Soc., 1971: 41–42; Pretoria.
- HAYNES, A. & TAYLOR, B. J. R. (1984): Food finding and food preference in *Potamopyrgus jenkinsi* (E. A. SMITH) (Gastropoda: Prosobranchia). – Arch. Hydrobiol., 100: 479–491; Stuttgart.

- HESSE, P. (1928): Mazedonische Gastropoden, gesammelt von Herrn Prof. Dr. F. Doflein. — Zool. Jb., Allg. Zool., **45**: 1–30; Jena.
- HILGENDORF, F. (1863): Beiträge zur Kenntnis des Süßwasserkalkes von Steinheim. 42 S.; Diss. Univ. Tübingen.
- (1867): Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. — Mber. kgl. preuss. Akad., **1866**: 474–504; Berlin.
 - (1877 a): Noch einmal *Planorbis multiformis*. — Z. dt. geol. Ges., **29**: 50–62; Berlin.
 - (1877 b): Neue Forschungen in Steinheim. — Z. dt. geol. Ges., **29**: 448–456; Berlin.
 - (1879): Zur Streitfrage des *Planorbis multiformis*. — Kosmos, **5**: 10–22, 90–99; Leipzig.
- HOFFMANN, E. (1924): Über einen neuen gehäutten Fund von Schalenmißbildungen bei *Planorbis planorbis* L. — Arch. Moll., **56**: 98–110; Frankfurt.
- HUBENDICK, B. (1950): The effectiveness of passive dispersal in *Hydrobia jenkinsi*. — Zoologiska Bidrag från Uppsala, **28**: 493–504; Uppsala.
- (1952): On the evolution of the so-called thalassoid molluscs of Lake Tanganyika. — Ark. Zool., Ser. 2, **3**: 319–323; Stockholm.
 - (1955 a): On the genus *Camptoceras* (Moll., Pulmonata). — Ark. Zool., Ser. 2, **7**: 451–457; Stockholm.
 - (1955 b): Phylogenie in the Planorbidae. — Trans. zool. Soc. London, **28**: 453–542; London.
 - (1962): Aspects on the diversity of the fresh-water fauna. — Oikos, **13**: 249–261; Copenhagen.
- HUDLESTON, W. H. (1904): On the Origin of the marine (halolimnic) Fauna of Lake Tanganyika. — Geol. Mag., n. s., **1**: 337–382; London.
- HUTCHINSON, G. E. (1957): A Treatise on Limnology, 1: Geography, Physics and Chemistry. 1015 S.; New York (Wiley).
- HYATT, A. (1880): The Genesis of the Tertiary species of *Planorbis* at Steinheim. — Anniversary Mem. Boston Soc. nat. Hist., **1880**: 1–114; Boston.
- ILLIES, J. (Hrsg.) (1978): Limnofauna Europaea. 2. Aufl.; Stuttgart (G. Fischer).
- IVLEV, V. S. (1961): Experimental ecology of the feeding of fishes. 302 S.; New Haven/Conn. (Yale University Press).
- JANKOWSKI, B. (1981): Die Geschichte der Sedimentation im Nördlinger Ries und Randecker Maar. — Bochumer geol. geotechn. Arb., **6**: 1–315; Bochum.
- JANZ, H. (1988): Untersuchung über die Zusammensetzung der Bodenfauna von Fallaubtümpeln im Naturpark Schönbuch in Abhängigkeit vom Zersetzungsgrad des Rotbuchenlaubs. 200 S.; Diss. Univ. Tübingen.
- JICKEL, C. F. (1902): Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels im Kampf ums Dasein. — In: Siebenbürg. Verein f. Naturwiss. in Hermannstadt (Hrsg.); Berlin (Friedländer).
- JOHNSTON, M. R. & COHEN, A. S. (1987): Morphological Divergence in endemic Gastropods from Lake Tanganyika: Implications for Models of Species Flock Formation. — Palaios, **2**: 413–425; Tulsa/Oklah.
- JOKINEN, E. H. (1984): Periostracal morphology of Viviparid snail shells. — Trans. Amer. Microsc. Soc., **103**: 312–316; Columbus/Ohio.
- JONES, J. S. (1973): Ecological genetics and natural selection in molluscs. — Science, **182**: 546–552; Washington.
- KAISER, P. (1966): Bau, Entwicklung und Regeneration des Haarkleides von *Trichia hispida* (Linnaeus), zugleich ein Beispiel für eine einfache Musterbildung im Tierreich. — Arch. Moll., **95**: 111–122; Frankfurt.
- KAT, P. W. (1986): Origins of the molluscan faunas of the African great lakes: new evidence. — Amer. malacol. Bull., **4**: 107; Houston.
- KAT, P. W. & DAVIS, G. M. (1983): Speciation in molluscs from Turkana Basin. — Nature, **304**: 660–661; London.
- KAUFFMANN, H. (1912): Abnorme Gehäuse der Posthornschncke. — Nachr. Bl. dt. malacol. Ges., **44**: 24–30; Frankfurt.
- KAUSHIK, N. K. & HYNES, H. G. N. (1971): The fate of the dead leaves that fall into streams. — Arch. Hydrobiol., **68**: 465–515; Stuttgart.

- KESSEL, E. (1933): Über die Schale von *Viviparus viviparus* L. und *Viviparus fasciatus* MÜLL. — Z. Morph. Ökol. Tiere, **21**: 129–198; Berlin (u. a.).
- KLÄHN, H. (1922): Das Steinheimer Becken. — Z. dt. geol. Ges., **74**: 26–161; Berlin.
- KLEMM, D. J. (1975): Studies on the feeding relationships of leeches (Annelida, Hirudinea) as natural associates of molluscs. — Sterkiana, **58**: 1–50; Columbus.
- KNIGHT, J. B. (1952): Primitive fossil gastropods and their bearing on gastropod evolution. — Smithsonian misc. Coll., **117**: 1–56; Washington.
- KOHZOV, M. (1963): Lake Baikal and its Life. — Monographiae Biologicae, **11**, 352 S.; The Hague (Junk).
- KORMOS, T. (1905): Über den Ursprung der Thermenfauna von Püspökfürdő. — Földtani Közlöni, Suppl., **25**: 421–450; Budapest.
- KRANZ, W. (1936): Nachtrag zu den Begleitworten zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Heidenheim. 2. Aufl., IV. Abschn.: Das Steinheimer Becken. 20 S.; Stuttgart (Klett).
- KRANZ, W., BERZ K. C. & BERCKHEIMER F. (1924): Begleitworte zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Heidenheim. 2. Aufl., 142 S.; Stuttgart (Kohlhammer).
- KRAUSE, W. (1969): Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene. — Arch. Hydrobiol., Suppl., **35**: 202–253; Stuttgart.
- (1981): Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand. — Limnologica, **13**: 399–418; Berlin.
- KRUEGER, F. (1984): Physik und Evolution — Physikalische Ansätze zu einer Einheit der Naturwissenschaften auf evolutiver Grundlage. 212 S.; Hamburg (Parey).
- KUHN, T. S. (1962): Die Struktur wissenschaftlicher Revolutionen. 3. Aufl., 239 S.; Frankfurt (Suhrkamp).
- LAMARCK, J. (1809): Philosophie zoologique. — Zoologische Philosophie. Herausgeg. v. H. Schmidt. Leipzig.
- LANDE, R. (1976): Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. — Evolution, **30**: 314–334; Los Angeles.
- LANG, G. (1967): Die Ufervegetation des westlichen Bodensees. — Arch. Hydrobiol. Suppl., **32**: 437–574; Stuttgart.
- LELOUP, E. (1953): Gastropodes. — In: Inst. roy. Sci. natur. Belg.: Exploration hydrobiologique du Lac Tanganika, **3**: 1–273; Brüssel.
- LENTILIUS, R. (1711): Eteodromus medico-practicus Anni MDCCIX. — XXIV+1362+54 S. Stuttgardiae (Impensis Augusti Mezleri).
- LEYDIG, F. (1876): Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. — Arch. Naturgesch., **42**: 1–84; Berlin.
- LINDEN, M. GRÄFIN VON (1896): Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. — Z. wiss. Zool., **61**: 261–317; Leipzig.
- (1898): Unabhängige Entwicklungsgleichheit bei Schneckengehäusen. — Z. wiss. Zool., **63**: 708–728; Leipzig.
- LINDENBERG, H. G. & MENSINK, H. (1979): Multivariate Gruppierungsmethoden in phylogenetisch orientierter Paläontologie (am Beispiel von Gastropoden aus dem Steinheimer Becken). — Berliner geowiss. Abh., A, **15**: 30–51; Berlin.
- LINSLEY, R. M. (1977): Some „laws“ of gastropod shell form. — Paleobiology, **3**: 196–206; Jacksonville.
- (1978 a): Shell form and the evolution of gastropods. — Amer. Scientist, **66**: 532–441; New Haven.
- (1978 b): Locomotion rates and shell form in the Gastropoda. — Malacologia, **17**: 193–206; Ann Arbor.
- LINSLEY, R. M., YOCHELSON, E. L. & ROHR, D. M. (1978): A reinterpretation of the mode of life of some Paleozoic frilled gastropods. — Lethaia, **11**: 105–112; Oslo.
- LINSLEY, R. M. & KIER, W. M. (1984): The Paragastropoda: a proposal for a new class of paleozoic mollusca. — Malacologia, **25**: 241–254; Ann Arbor.
- LISICKY, M. (1972): Was deutet die Planorbiden-Skalarität an? — Biologia, **27**: 631–634; Bratislava.

- LOESCHKE, V. (1984): Begrenzte Ähnlichkeit und koevolutionäre Gleichgewichte unter Konkurrenz: Ein Modell. — Verh. Gesellsch. Ökol. Bern 1982, **12**: 461–469; Bern.
- LOUDA, S. M. & MCKAYE, K. R. (1982): Diurnal Movements in populations of the Prosobranch *Lanistes nyassanus* at Cape Maclear, lake Malawi, Afrika. — *Malacologia*, **23**: 13–21; Ann Arbor.
- LOUDA, S. M., GRAY, W. N., MCKAYE, K. R. & MHONE, O. J. (1983): Distribution of Gastropod genera over a vertical depth gradient at cape Maclear, Lake Malawi. — *Veliger*, **25**: 387–392; Berkeley.
- LUBOSCH, W. (1920): Das Problem der tierischen Genealogie. Nebst einer Erörterung des genealogischen Zusammenhanges der Steinheimer Schnecken. — *Arch. mikrosk. Anat.*, **94**: 459–499; Bonn.
- LUIB, K. (1984): Untersuchungen zur Biologie von *Valvata piscinalis* (Gastropoda; Valvatidae) im Bodensee. 95 S.; Dipl. arb. Univ. Tübingen.
- MAC ARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. (1967): The Theory of Island Biogeography. 203 S.; Princeton (University Press).
- MACAN, T. T. (1966): Predation by *Salmo trutta* in a moorland fishpond. — Verh. int. Vereinig. theor. angew. Limnol., **16**: 1081–1087; Stuttgart.
- (1977): The influence of predation on the composition of fresh-water animal communities. — *Biol. Rev. Cambridge phil. Soc.*, **52**: 45–70; Cambridge.
- MACKENZIE, C. L. (1960): Interpretation of varices and growth ridges on shells of *Eupleura caudata*. — *Ecology*, **41**: 783–784; Lancaster.
- MALUSA, J. R. (1985): Attack mode in a predatory gastropod: labial spine length and the method of prey capture in *Acanthina angelica* OLDROYD. — *Veliger*, **28**: 1–5; Berkeley.
- MARTENS, E. VON (1898): Beschalte Weichthiere Ost-Afrikas. — *Deutsch-Ost-Afrika*, **4**: 1–308; Berlin.
- MAYR, E. (1982): How to carry out the adaptationist program? — *Amer. Naturalist*, **121**: 324–334; Chicago.
- MCANNALY, R. D. & MOORE, D. V. (1966): Predation by the leech *Helobdella punctatolineata* upon *Australorbis glabratus* under laboratory conditions. — *J. Parasitol.*, **52**: 196–197; Chicago.
- MEIER-BROOK, C. (1979): The planorbid genus *Gyraulus* in Eurasia. — *Malacologia*, **18**: 67–72; Ann Arbor.
- (1983): Taxonomic studies on *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae). — *Malacologia*, **24**: 1–113; Ann Arbor.
- MEIER-BROOK, C. & CHONG HWAN KIM (1977): Notes on ciliary feeding in two Korean *Bithynia* species. — *Malacologia*, **16**: 159–163; Ann Arbor.
- MEINHARDT, H. (1984): Models for positional signalling, the threefold subdivision of segments and the pigmentation pattern of molluscs. — *J. Embryol. exper. Morph.*, **83**, Suppl.: 289–311; London.
- MEINHARDT, H. & KLINGLER, M. (1985): Pattern formation by coupled oscillations: The pigmentation patterns on the shells of molluscs. — *Lecture Notes in Biomathematics*. (Springer).
- & — (1987): A Model for Pattern Formation on the Shells of Molluscs. — *J. theor. Biol.*, **126**: 63–89; London.
- MENSINK, H. (1967): Zur Entwicklungsgeschichte der tertiären Planorben aus dem Steinheimer Becken in Süddeutschland. 66 S.; Habil. Schrift Univ. Bochum.
- (1984): Die Entwicklung der Gastropoden im miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). — *Palaeontographica, A*, **183**: 1–63; Stuttgart.
- MERGELSBERG, W. (1980): Die Geologie der tertiären Sedimente im W-Teil des Steinheimer Beckens. 109 S.; Dipl. arb. Univ. Bochum.
- MILLER, K. (1900): Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns. — *Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ.*, **56**: 385–406. Stuttgart.
- MOOR, B. (1978): Die Embryonalschale von *Theba carthusiana* MÜLLER (Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora). Ein Beispiel milieuabhängiger Variation der Schalenform. — *Zool. Anz.*, **201**: 353–363; Jena.
- MOORE, J. E. S. (1898–1899 a): The Molluscs of the great African Lakes. II. The Anatomy of the *Typhobia*, with a Description of the new Genus (*Batanalia*). — *Quart. J. Micr. Sci.*, **41**: 181–204; London.

- (1898–99 b): The Molluscs of the great African Lakes. I. Distribution. – Quart. J. Micr. Sci., 41: 159–180; London.
 - (1901): Further Researches concerning the Molluscs of the great African Lakes. – Proc. zool. Soc., 2: 461–470; London.
- MORTON, J. E. (1949): The ecology and digestive system of the Struthiolariidae (Gastropoda). – Quart. J. Micr. Sci., 92: 1–25; London.
- MÜLLER, E.-D. & FALKNER, G. (1984): *Potamopyrgus jenkinsi* (E. A. SMITH) in Bayern (Prosobranchia: Hydrobiidae). – Heldia, 1: 22–24; München.
- NEUMANN, D. (1962): Die Analyse limitierender Ionenwirkungen bei Meeres- und Süßwassertieren mit Hilfe ökologischer, physiologischer und züchterischer Methoden. – Kieler Meeresforsch., 18: 38–54; Kiel.
- NEUMAYR, M. (1880): Tertiäre Binnenmollusken aus Bosnien und der Hercegovina. – Jb. k. k. geol. Reichsanst., 30: 463–486; Wien.
- NEUMAYR, M. & PAUL, C. M. (1875): Die Congerien- und Paludinen-Schichten Slawoniens und deren Faunen. Ein Beitrag zur Descendenztheorie. – Abh. k. k. geol. Reichsanst., 7: 111 S.; Wien.
- NICOL, D. (1967): Some characteristics of cold-water marine pelecypods. – J. Paleontol., 41: 1330–1340; Tulsa/Okla.
- OESER, E. (1974): System, Klassifikation, Evolution – Historische Analyse und Rekonstruktion der wissenschaftstheoretischen Grundlagen der Biologie. 158 S.; Wien & Stuttgart (Braumüller).
- (1976): Wissenschaft und Information. Systematische Grundlagen einer Theorie der Wissenschaftsentwicklung, 1–3. – Wien & München (Oldenbourg).
 - (1983): Die Evolution der Wissenschaftlichen Methode. – In: LORENZ, K. & WUKETITS, M. (Hrsg.): Die Evolution des Denkens: S. 263–299; München (Piper).
- OLDHAM, C. (1931): Some scalariform examples of *Arianta arbustorum* infested by parasitic mites. – Proc. malacol. Soc. London, 19: 240–242; London.
- PAINE, R. T. (1966): Function of labial spines, composition of diet and size of certain marine gastropods. – Veliger, 9: 17–24; Berkeley.
- PALMER, A. R. (1977): Function of shell sculpture in marine gastropods: hydrodynamic destabilization in *Ceratosoma foliatum*. – Science, 197: 1293–1295; Washington.
- PALMER, R. (1984): Species cohesiveness and genetic control of shell color and form in *Thais emarginata* (Prosobranchia, Muricacea): preliminary results. – Malacologia, 25: 477–491; Ann Arbor.
- PAPP, A. (1962): Die systematische Stellung von *Orygoceras* BRUSINA und aberrante Formen von *Gyraulus* aus dem Steinheimer Becken. – Arch. Moll., 91: 203–206; Frankfurt.
- (1963): Das Verhalten neogener Molluskenfaunen bei verschiedenen Salzgehalten. – Fortschr. Geol. Rheinld. Westf., 10: 35–48; Krefeld.
- PATTERSON, C. M. (1974): Scanning electron microscope studies of the embryonic shell surface sculpture in *Bulinus*. – Malacol. Rev., 7: 45–46; Whitmore Lake.
- PAUL, C. R. C. (1981): The function of the spines in *Murex* (*Murex*) *pecten* LIGHTFOOT and related species (Prosobranchia: Muricidae). – J. Conch., 30: 285–294; London.
- PAVLOVIC, P. S. (1911): Beiträge zur Fauna der Tertiärlagerungen in Alt-Serbien. – Ann. Géol. Pénins. Balcan, 6: 580–608; Belgrad.
- PEEL, J. S. (1975): A new Silurian gastropod from Wisconsin and the ecology of uncoiling in Palaeozoic gastropods. – Bull. geol. Soc. Denmark, 24: 211–221.
- PELSENEER, P. (1886): Notice sur les mollusques recueillis par M. le Capitaine Storms dans la région du Tanganyika. – Bull. Mus. royal Hist. nat. Belgique, 4: 103–128; Brüssel.
- (1906): Halolimnic Faunas and the Tanganyika Problem. – Report brit. Assoc.: 602.
 - (1920): Les variations et leur herédite chez les Mollusques. – Acad. roy. Belgique, Cl. sci., Mem., 2. Ser., 5; Brüssel.
- PETRBOK, J. (1943): Die Mollusken des Flußgenistes von Nähr-el Mukatta und der Sanddünen bei Haifa-bay (Palästina). – Arch. Moll., 75: 25–27; Frankfurt.
- PIAGET, J. (1974): Biologie und Erkenntnis. Über die Beziehungen zwischen organischen Regulationen und kognitiven Prozessen. – Frankfurt/M. (Fischer).
- PIANKA, E. R. (1970): On „r“ and „k“ selection. – Amer. Naturalist, 104: 592–597; Chicago.

- PILSBRY, H. A. (1934): Review of the Planorbidae of Florida, with notes on other members of the family. — Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 86: 29–66; Philadelphia.
- PILSBRY, H. A. & BEQUAERT, J. (1927): The Aquatic Mollusca of the Belgian Congo. With a geographical and ecological account of Congo malacology. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 53: 69–601; New York.
- PIRÉ, L. (1871): Notice sur le *Planorbis complanatus*. — Ann. Soc. malacol. Belg., 6: 23–27.
- PLATE, L. (1919/20): Bemerkungen über die deszendenztheoretische Bewertung der Umwandlungen von *Planorbis multiformis*. — Jenaische Z. Naturwiss. (N. F. 49), 56: 217–224; Jena.
- PÖLLABAUER, C. (1986): Beitrag zur Taxonomie, Biologie und Ökologie mixohaliner polymorpher Neritiden (Archegastropoda, Mollusca). 184 S.; Diss. Univ. Wien.
- POLINSKI, W. (1932): Die reliktdäre Gastropodenfauna des Ochrida-Sees. — Zool. Jb., Syst., 62: 611–666; Jena.
- POLLARD, E. (1975): Differences in shell thickness in adult *Helix pomatia* L. from a number of localities in southern England. — Oecologia, 21: 85; Berlin.
- PRETZMANN, G. (1980): Potamiden aus Griechenland (leg. MALICKY, leg. PRETZMANN). — Ann. naturhist. Mus. Wien, 83: 667–672; Wien.
- (1983): Die Süßwasserkrabben der Mittelmeerinseln und der westmediterranen Länder. — Ann. naturhist. Mus. Wien, 84 B: 369–387; Wien.
 - (1984 a): Zur Verbreitung der Potamiden in der Türkei. — Ann. naturhist. Mus. Wien, 86 B: 257–277; Wien.
 - (1984 b): Potamidenstudien in Norditalien 1983. — Ann. naturhist. Mus. Wien, 86 B: 279–283; Wien.
- PRIGOGINE, I. (1979): Vom Sein zum Werden. 261 S. München, Zürich (Piper).
- RADOMAN, P. (1955): Contribution à la connaissance de la faune malacologique des eaux littorales adjacentes du lac d'Ohrid. — Arch. Sci. biol., Beograd, 7: 105–113; Belgrad. — [Serbisch mit franz. Zus.]
- RADWIN, G. E. & D'ATTILIO, A. (1971): Muricacean supraspecific taxonomy based on the shell and the radula. — The Echo, 4: 55–67; San Diego.
- (1976): Murex Shells of the World. — Stanford/California (Stanford University Press).
- RAUP, D. M. (1966): Geometric analysis of shell coiling: General problems. — J. Paleontol., 40: 1178–1190; Tulsa/Oklah.
- RAUP, D. M. & CHAMBERLAIN, J. A., JR. (1967): Equations for volume and center of gravity in ammonoid shells. — J. Paleontol., 41: 566–574; Tulsa/Oklah.
- RAUP, D. M. & GRAUS, R. R. (1972): General equations for volume and surface area of a logarithmically coiled shell. — Math. Geol., 4: 307–316; New York.
- REGIUS, K. (1939): Individuelle Variabilität bei *Bithynia tentaculata* L. — Abh. Ber. aus dem Mus. Naturkde. Vorgesch. und dem naturwiss. Ver. Magdeburg, 7: 183–187; Magdeburg.
- (1947): Über ein gehäuftes Vorkommen anormaler Gehäuse von *Planorbis corneus* bei Magdeburg. — Mitt. aus dem Mus. Naturkde. Vorgesch. und dem naturwiss. Arbeitskreis, Magdeburg: 21–31; Magdeburg.
- REIF, W.-E. (1975): Lenkende und limitierende Faktoren in der Evolution. — Acta biotheoretica, 24: 136–162; Dordrecht.
- (1976): Die Erforschung des Steinheimer Beckens. Ein Beitrag zur Geschichte der Erdwissenschaften in Süddeutschland. — In: AKERMANN, M. (Hrsg.): 75 Jahre Heimat- und Altertumsverein Heidenheim 1901–1976: S. 66–85; Heidenheim.
 - (1981): Konzepte und Methoden der Funktionsmorphologie. — In: REIF, W.-E. (Hrsg.): Funktionsmorphologie. Paläontologische Kursbücher, 1. München (Paläontologische Gesellschaft).
 - (1983 a): HILGENDORF's (1863) dissertation on the Steinheim planorbids (Gastropoda; Miocene): The development of a phylogenetic research program for Paleontology. — Paläont. Z., 57: 7–20; Stuttgart.
 - (1983 b): The Steinheim snails (Miocene; Schwäbische Alb) from a Neo-Darwinian point of view: A discussion. — Paläont. Z., 57: 21–26; Stuttgart.
 - (1983 c): Functional morphology and evolutionary ecology. — Paläont. Z., 57: 255–266; Stuttgart.

- (1984): Endemic Evolution of *Gyraulus kleini* in the Steinheim Basin (Planorbid Snails, Miocene, Southern Germany). — In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and Evolutionary Cycles: S. 256–295; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).
- (1985 a): Konzepte und Geschichte der Funktionsmorphologie. — Aufs. u. Reden Senckenb. naturforsch. Ges., **35**: 107–131. — In: Organismus und Selektion — Probleme der Evolutionsbiologie. 224 S.; Frankfurt.
- (1985 b): Konstruktionsmorphologie als biologisches Arbeitskonzept bei HERMANN WEBER. — Aufs. u. Reden Senckenb. naturforsch. Ges., **35**: 133–142. — In: Organismus und Selektion — Probleme der Evolutionsbiologie. 224 S.; Frankfurt.
- REIF, W.-E., THOMAS, R. D. K. & FISCHER, M. S. (1985): Constructional morphology: the analysis of constraints in evolution dedicated to A. SEILACHER in honour of his 60. birthday. — Acta Biotheoretica, **34**: 233–248; Dordrecht.
- REIFF, W. (1988): Zur Gleichaltrigkeit der Einschlagkrater (Meteorkrater) Steinheimer Becken und Nördlinger Ries. — Jb. Mitt. Oberrh. geol. Ver., N. F., **70**: 383–397; Stuttgart.
- RENSCH, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. 206 S.; Berlin (Borntraeger).
- RENSCH, B. (1932): Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschnecken schalen von den Umweltfaktoren. — Z. Morphol. Ökol., **25**: 757–807; Berlin, Göttingen & Heidelberg.
- République du Burundi, Ministre de l'Education Nationale (1981): Le Lac Tanganyika. 153 S.; Bujumbura (Bureau d'Etude des Programmes de l'Enseignement Secondaire).
- REX, M. A. & BOSS, K. J. (1976): Open coiling in recent gastropods. — Malacologia, **15**: 289–297; Ann Arbor.
- RIBBINK, A. J. (1985): The evolution of behaviour and colour in African cichlids: the role of each in species recognition. — S. Afric. J. Sci., **81**: 300.
- RICHARDOT-COULET, M. & ALFARO-TEJERA, L. (1985): The life cycle and ecology of the freshwater Planorbidae *Armiger crista* (L.). — J. moll. Stud., **51**: 35–51; London.
- RICHARDS, C. S. (1970): Genetics of a molluscan vector of schistosomiasis. — Nature, **227**: 806–810; London.
- RIEDL, R. (1985): Die Spaltung des Weltbildes. 333 S.; Berlin & Hamburg (Parey).
- ROBERTSON, R. & MERRILL, A. S. (1963): Abnormal dextral hyperstrophy of post-larval *Heliacus* (Gastropoda: Architectonicidae). — Veliger, **6**: 76–79; Berkeley.
- ROBERTSON, R. (1983): Axial shell rib counts as systematic characters in *Epitonium*. — Nautilus, **97**: 116–118; Havertown.
- ROBSON, G. C. (1920): On the anatomy of *Paludestrina jenkinsi*. — Ann. Mag. nat. Hist., **5**: 425–431; London.
- (1926): Parthenogenesis in the mollusc *Paludestrina jenkinsi*. II. The genetical behaviour, distribution etc., of the keeled form. — Brit. J. exper. Biol., **3**: 149–159; Cambridge.
- RODINA, A. G. (1948): Bacteria as food for freshwater molluscs. — Mikrobiologiya, **17**: 232–239; Moskau. — [Russisch]
- (1963): Microbiology of detritus in lakes. — Limnology and Oceanography, **8**: 388–393; Lawrence/Kansas.
- ROSENTHAL, G. M., NELSON, D. J. & GARDINER, D. A. (1965): Deposition of calcium in snail shell. — Nature, **207**: 51; London.
- RUPP, E. (1978): Der Beginn des Frauenstudiums an der Universität Tübingen. — 79 S.; Aus dem Institut für geschichtliche Landeskunde und historische Hilfswissenschaften der Universität Tübingen (Universitätsarchiv Tübingen).
- RUSSEL-HUNTER, W. D. (1961): Life cycles of four freshwater snails in limited populations in Loch Lomond, with a discussion of intraspecific variation. — Proc. zool. Soc. London, **137**: 135–171; London.
- SALEUDDIN, A. S. M. (1979): Shell formation in molluscs with special reference to periost-
racum formation and shell regeneration. — In: SPOEL, S. VAN DER, BRUGGEN, A. C.
VAN & LEVER, J.: Pathways in malacology: S. 47–83; Utrecht.

- SANDERS, H. (1968): Marine benthic diversity: A comparative study. — Amer. Naturalist, **102**: 243–282; Chicago.
- SARASIN, P. & SARASIN, F. (1898): Die Süßwasser-Mollusken von Celebes. — Mater. Naturgesch. Insel Celebes, **1**: 1–103; Wiesbaden (Kreidel).
- SAVAZZI, E. (1985): Adaptive themes in the cardiid bivalves. — N. Jb. Geol. Pal., Abh., **170**: 291–321; Stuttgart.
- SCHÄFER, H. (1953 a): Beiträge zur Ernährungsbiologie einheimischer Süßwasserprosobranchier. — Z. Morph. Ökol. Tiere, **41**: 247–264; Berlin (u. a.).
- (1953 b): Untersuchungen zur Ökologie von *Bithynia tentaculata*. — Arch. Moll., **82**: 67–70; Frankfurt.
- SCHLESCH, H. (1927): Kommt *Gyraulus gredleri* (BIELZ) nicht mehr lebend in der Lienzer Gegend vor? — Arch. Moll., **59**: 61–69; Frankfurt.
- SCHMID, G. (1977): Eine neue Schnecke im Bodensee. (*Potamopyrgus jenkinsi*). — Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **44/45**: 358–368; Karlsruhe.
- SCHÜTT, H. & KAVUSAN, G. (1984): Mollusken der miozänen Süßwasserablagerungen in der Umgebung von Harmancik bei Küthahya-Bursa in Nordwestanatolien. — Arch. Moll., **114**: 217–229; Frankfurt.
- SCHWETZ, J. & DARTEVELLE, E. (1948): Sur L'Origine des Mollusques Thalassoides du Lac Tanganika. — Mém. Inst. colonial Belge, **16**: 1–57; Bruxelles.
- SEILACHER, A. (1970): Arbeitskonzepte zur Konstruktionsmorphologie. — Lethaia, **3**: 393–396; Oslo.
- (1972): Divaricate patterns in pelecypod shells. — Lethaia, **5**: 325–343; Oslo.
- (1973): Fabricational noise in adaptive morphology. — Syst. Zool., **22**: 451–465; Lawrence/Kansas.
- (1984): Constructional morphology of bivalves: Evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. — Palaeontology, **27**: 207–237; London.
- (1985): Bivalve morphology and function. — Molluscs — notes for a short course: S. 88–101; University of Tennessee, Dep. Geol. Sciences.
- SHUTO, T. (1974): Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. — Lethaia, **7**: 239–256; Oslo.
- SIGNOR, P.W. (1983): Burrowing and the functional significance of ratchet sculpture in turritelliform gastropods. — Malacologia, **23**: 313–320; Ann Arbor.
- SMITH, E. A. (1904): Some remarks on the mollusca of Lake Tanganyika. — Proc. malacol. Soc. London, **6**: 77–104; London.
- STANKOVIC, S. & RADOMAN, P. (1955): Le peuplement des eaux littorales adjacentes du bassin d'Ohrid. — Arch. Sci. biol., Beograd, **7**: 1–20; Belgrad.
- STANKOVIC, S. (1960): The Balkan lake Ohrid and its living world. 357 S.; Den Haag (Junk).
- STANLEY, S. M. (1973): An explanation for Cope's Rule. — Evolution, **27**: 1–27; Los Angeles.
- (1981): Infaunal survival: alternative functions of shell ornamentation in the bivalvia (Moll.). — Paleobiology, **7**: 384–393; Jacksonville.
- STARMÜHLNER, F. (1952): Zur Anatomie, Histologie und Biologie einheimischer Prosobranchier. — Österr. zool. Z., **3**: 546–590; Wien.
- (1957): Ergebnisse der Österreichischen Iran-Expedition 1949/50. Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna des Iran. — Sitz.-ber. österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, **166**: 35–494; Wien.
- (1976): Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Gastropoden pazifischer Inseln. — Ann. naturhist. Mus. Wien, **80**: 473–656; Wien.
- (1984): Results of the Austrian-Indian Hydrobiological Mission 1976 to the Andaman-Islands. IV. The Freshwater Gastropods of the Andaman-Islands. — Ann. naturhist. Mus. Wien, **86 B**: 145–204; Wien.
- (1988): Ergebnisse der Österreichisch-Französischen hydrobiologischen Mission 1979 nach Guadeloupe, Dominica und Martinique (Kleine Antillen). — Ann. naturhist. Mus. Wien, **90 B**: 221–340; Wien.
- STASEK, C. R. & WILLIAMS, W. (1973): The comparative morphology and evolution of the molluscan mantle edge. — Veliger, **16**: 1–19; Berkeley.
- STEARNS, S. C. (1978): Life-history tactics: a review of the ideas. — Quart. Rev. Biol., **51**: 3–47; Baltimore.

- STEIN, R. A., KITCHELL, J. F. & KNEZEVIC, B. (1975): Selective predation by carp (*Cyprinus carpio* L.) on benthic molluscs in Skadar Lake, Yugoslavia. — J. Fish Biol., 7: 391–399; London.
- STEININGER F. & RÖGL, F. (1985): Paleogeography and palinspastic reconstruction of the Neogene of the Mediterranean and Paratethys. — In: DIXON, J. E. & ROBERTSON, A. H. F. (Hrsg.): The Geological Evolution of the Eastern Mediterranean. — Special Publication of the Geological Society, 17. 848 S.; Oxford (Blackwell Scientific Publications).
- STELFOX, A. W. (1968): On the inheritance of scalariformity in *Helix aspersa*. — J. Conchol., 26: 329–332; London.
- STEUSLOFF, U. (1925): Einige biologische Bemerkungen zu H. KLÄHNS Paläobiologie des Steinheimer Beckens. — Arch. Moll., 57: 251–263; Frankfurt.
- (1939): *Potamopyrgus crystallinus carinatus* J. T. MARSHALL mit Kalkkielen auf der Schale. — Arch. Moll., 71: 82–86; Frankfurt.
- STRAUCH, F. (1972): Zur Klimabindung mariner Organismen und ihre geologisch-paläontologische Bedeutung. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 40: 82–122; Stuttgart.
- TAYLOR, D. W. (1966): A remarkable snail fauna from Coahuila, Mexico. — Veliger, 9: 152–228; Berkeley.
- TAYLOR, D. W. (1974): The Tertiary gastropod *Orygoceras* found living. — Arch. Moll., 104: 93–96; Frankfurt.
- TCHERNOV, E. (1973): On the Pleistocene Molluscs of the Jordan Valley. — Israel Acad. Sci. Human.: 1–50; Jerusalem.
- THOMPSON, D. W. (1917): Über Wachstum und Form. 412 S.; Basel (Birkhäuser).
- U. S. Army (1962): Waves in inland reservoirs. — Techn. Mem. Beach Erosion Board, 132.
- UHL, F. (1926): Die *Valvata*-Formen des Weißensees bei Füssen. — Arch. Moll., 58: 259–267; Frankfurt.
- VAN DEN BROECK, E. (1872): Considerations sur les deviations scalariformes presentees par les *Planorbis complanatus* de la mare de Magnée. — Bull. Soc. malacol. Belg., 7: 10–11; Bruxelles.
- VARGA, A. (1975): Az *Anisus spirorbis* (L.) abnormalis peldanyairaol. (Abnorm entwickelte *Anisus spirorbis* (L.) — Exemplare.). — Soosiana, 3: 43–46; Baja.
- VERMEIJ, G. J. (1969): Observations on the shells of some fresh-water neritid gastropods from Hawaii and Guam. — Micronesica, 5: 155–162; Agaña.
- (1971): Gastropod evolution and morphological diversity in relation to shell geometry. — J. Zool., 163: 15–23; London.
- (1974 a): Adaptation, Versatility and Evolution. — Syst. Zool., 22: 466–477; Lawrence/Kansas.
- (1974 b): Marine faunal dominance and molluscan shell form. — Evolution, 28: 656–664; Los Angeles.
- (1975): Evolution and distribution of left-handed and planispiral coiling in snails. — Nature, 254: 419–420; London.
- (1976): Interoceanic differences in vulnerability of shelled prey to crab predation. — Nature, 260: 135–136; London.
- (1977 a): The mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. — Paleobiology, 3: 245–258; Jacksonville.
- (1977 b): Patterns in crab claw size: the geography of crushing. — Syst. Zool., 26; Lawrence/Kansas.
- (1983 a): Shell-breaking predation through time. — In: TEVESZ, M. J. S. & MCCALL, P. L. (Hrsg.): Biotic Interactions in recent and fossil benthic Communities: S. 649–669; New York (Plenum).
- (1983 b): Traces and trends of predation, with special reference to bivalved animals. — Palaeontology, 26: 455–465; London.
- VERMEIJ, G. J. & COVICH, A. P. (1978): Coevolution of freshwater gastropods and their predators. — Amer. Naturalist, 112: 833–843; Chicago.
- VINCENT, J. F. V. (1986): Cellular automata: a model for the formation of colour patterns in molluscs. — J. Moll. Stud., 52: 97–105; London.

- WADDINGTON, C. H. & COWE, R. J. (1969): Computer simulation of a molluscan pigmentation pattern. — J. theoret. Biol., **25**: 219–225; London.
- WALTER, H. J. (1962): Punctuation of the embryonic shell of Bulininae (Planorbidae) and some other Basommatophora and its possible taxonomic-phylogenetic implications. — Malacologia, **1**: 115–137; Ann Arbor.
- WARWICK, T. (1944): Inheritance of the keel in *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH). — Nature, **154**: 798–799; London.
- (1952): Strains in the mollusc *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH). — Nature, **169**: 551–552; London.
- (1969): Systematics of the genus *Potamopyrgus* (Hydrobiidae) in Europe, and the causation of the keel in this snail. — Malacologia, **9**: 301–302; Ann Arbor.
- WEBER, H. (1958): Konstruktionsmorphologie. — Zool. Jb., Allg. Zool., **68**: 1–112; Jena.
- WENZ, W. (1922): Die Entwicklungsgeschichte der Steinheimer Planorben und ihre Bedeutung für die Deszendenzlehre. — Natur und Museum, **52**: 135–158; Frankfurt.
- (1923): Gastropoda extramarina tertiaria. V. Fossilium Catalogus, I: Animalia **22**.—314 S.; Berlin (Junk).
- (1942): Die Mollusken des Pliozäns der rumänischen Erdöl-Gebiete als Leitversteinerung für die Aufschluß-Arbeiten. — Senckenbergiana, **24**: 1–293; Frankfurt.
- WILLIAMSON, P. G. (1981): Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. — Nature, **293**: 437–443; London.
- WILLMANN, R. (1981): Evolution, Systematik und stratigraphische Bedeutung der neogenen Süßwassergastropoden von Rhodos und Kos/Ägäis. — Paläontographica, **A**, **174**: 10–235; Stuttgart.
- WILLMANN, R. (1985): Responses of the plio-pleistocene freshwater gastropods of Kos (Greece, Aegean sea) to environmental changes. — In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and evolutionary cycles: S. 295–321. Lecture notes in earth sciences, **1**. Berlin u. a. (Springer).
- WINSLOW, M. L. (1926): The varieties of *Planorbis campanulatus* (SAY). — Univ. Mich. occas. Pap. Mus. Zool., **180**: 1–11.
- WOODRUFF, D. S. (1978): Evolution and adaptive radiation of *Cerion*: a remarkably diverse group of west Indian land snails. — Malacologia, **17**: 223–239; Ann Arbor.
- WOODWARD, S. P. (1859): On some new freshwater shells from Central Africa. — Proc. zool. Soc. London, **1859**: 348; London.
- WRIGHT, D. C. (1987): Non-adaptive change in early land plant evolution. — Paleobiology, **13**: 208–214; Jacksonville.
- WRIGLEY, A. (1946): Observations on the structure of Lamellibranch shells. — Proc. malacol. Soc. London, **27**: 7–19; London.
- (1948): The colour patterns and sculpture of molluscan shells. — Proc. malacol. Soc. London, **27**: 206–217; London.
- YEN, T. C. (1939): Die chinesischen Land- und Süßwasser-Gastropoden des Natur-Museums Senckenberg. — Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., **444**: 1–233; Frankfurt.
- (1946): Late Tertiary freshwater molluscs from southeastern Idaho. — J. Paleontol., **20**: 485–494; Menasha/Wisc.
- YOCHelson, E. L. (1971): A new late Devonian gastropod and its bearing on problems of open coiling and septation. — Smithsonian Contrib. Paleobiology, **3**: 231–241; Washington.
- YONGE, C. M. (1938): The prosobranchs of Lake Tanganyika. — Nature, **142**: 464–466; London.
- ZHADIN, V. I. (1952): Mollusks of Fresh and Brackish Waters of the U.S.S.R. 358 S.; Moskva & Leningrad (Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR). — [Israil program for Scientific Translations, Jerusalem 1965]

Anschrift des Verfassers:

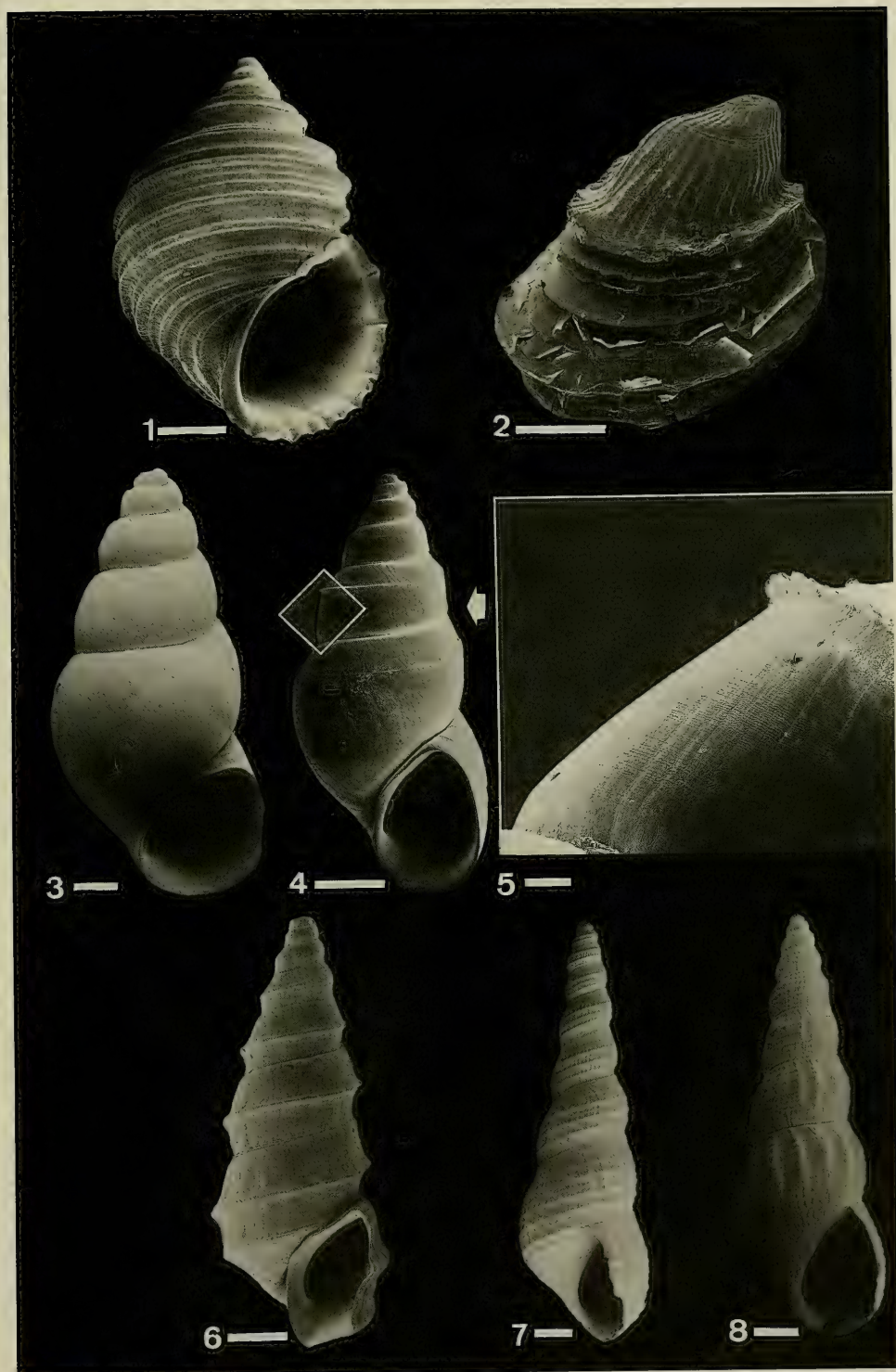
Dr. A. Gorthner, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität, Sigwartstr. 10, D-7400 Tübingen.

Anmerkungen zu Tafel 1–10:

Die Fundorte sind in Kap. 3.2 näher beschrieben. Die Inventarnummern beziehen sich nicht auf Individuen, sondern auf die REM-Objektträger, auf denen sie montiert sind. Alle Spezies sind rezent, außer vom Fundort Steinheim am Albuch/Süddeutschland (Mittelmiozän/Tertiär).

Tafel 1

- Fig. 1. *Ginaia munda* STURANY; Fundort: Ohridsee; Teleoconch; „Wellblechskulptur“ mit pseudomarinem (thalassiformem) Charakter; SMNS/ZI 8634. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 2. *Ancylus lapicidus* HUBENDICK; Fundort: Ohridsee; Teleoconch mit starker, kom marginaler Rippenbildung; SMNS/ZI 8628. – Maßstab = 400 µm.
- Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH;
- Fig. 3. Fundort: Bodensee; Teleoconch; glattschalige Normalform der Spezies; SMNS/ZI 8655. – Maßstab = 400 µm.
- Fig. 4. Fundort: (Aquarium); Teleoconch; skulpturiertes Exemplar aus einer Zuchtpopulation (Versuch 4) mit glattschaligen Stammtieren vom Fundort Bodensee, vgl. Fig. 3; vgl. Kap. 4.4.1.6. und 4.4.2.3. SMNS/ZI 8655. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 5. Fundort: (Aquarium); Teleoconch; Ausschnitt von Fig. 4 mit sichtbarer Sekundärskulptur; SMNS/ZI 8655. – Maßstab = 100 µm.
- Fig. 6. *Pyrgula annulata* L.; Fundort: Gardasee; Teleoconch, als Beispiel stark ausgeprägter Skulptur einer europäischen Spezies außerhalb des Ohridsees; SMNS/ZI 8653. – Maßstab = 1000 µm.
- Melanoides tuberculata* O. F. MÜLLER;
- Fig. 7. Fundort: Villach; Teleoconch; Individuum mit extremer Longitudinalskulptur; SMNS/ZI 8654. – Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 8. Fundort: Villach; Teleoconch; Individuum mit extremer Kommarginalskulptur; vgl. Fig. 7, vom selben Fundort. SMNS/ZI 8646. – Maßstab = 1000 µm.



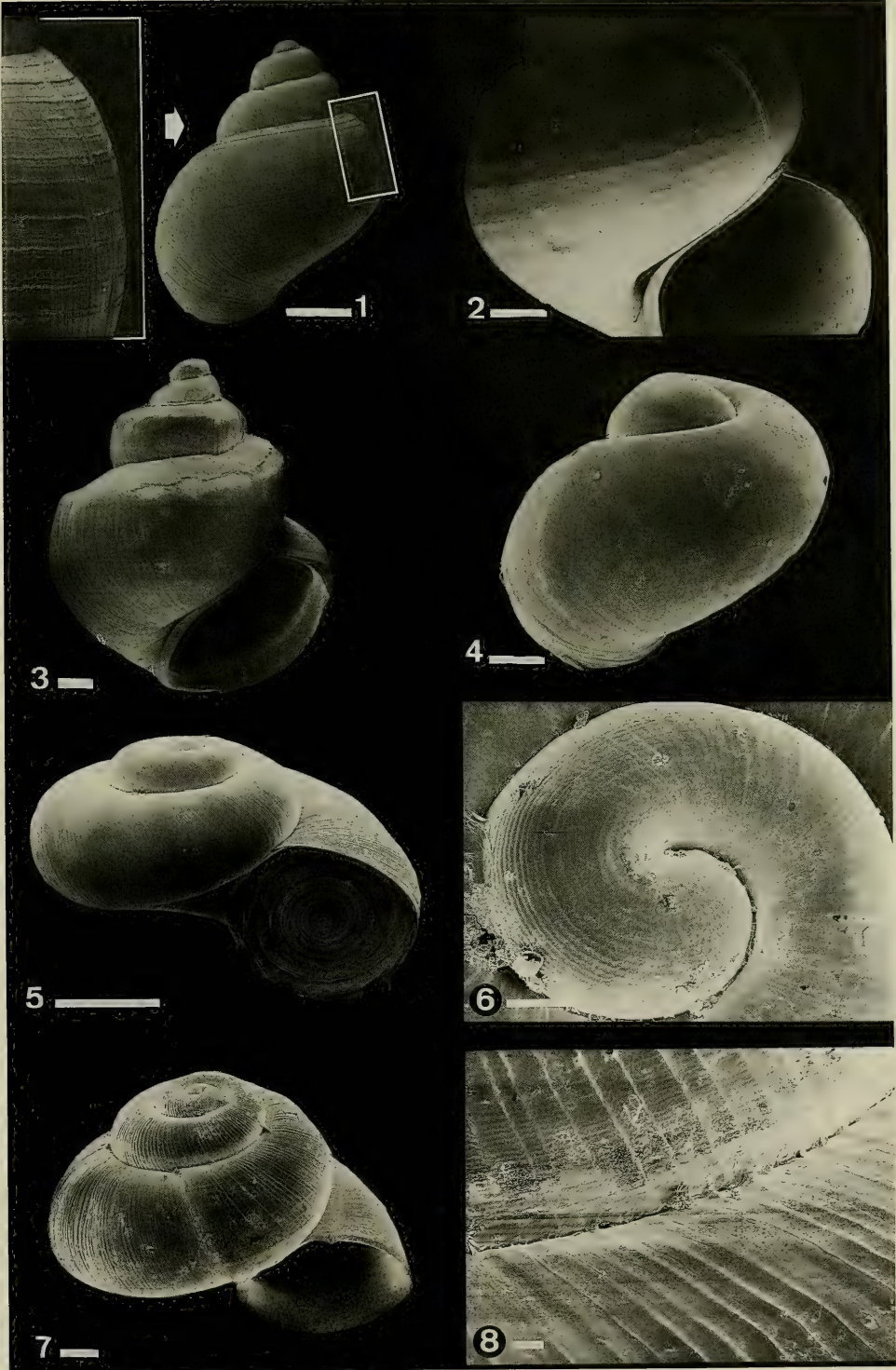
Tafel 2

Bithynia tentaculata L.;

- Fig. 1. Fundort: Hirschau; Teleoconch; feine longitudinale Periostracalskulptur; SMNS/ZI 8653. — Maßstab = 400 μm .
- Fig. 2. Fundort: Alatsee; Teleoconch; ohne Periostracum; im Vergleich zu Fig. 1 stärker entwickelte Skulptur, die auch die Schalenkalksubstanz erfaßt; SMNS/ZI 8656. — Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 3. Fundort: Magdeburg; Teleoconch; Variation mit treppenartig abgesetzten Windungen aus einer in vielen weiteren Merkmalen stark aberranten Population (vgl. Kap. 4.5.4.); SMNS/ZI 8657. — Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 4. Fundort: Hirschau; Protoconch; SMNS/ZI 8652. — Maßstab = 200 μm .

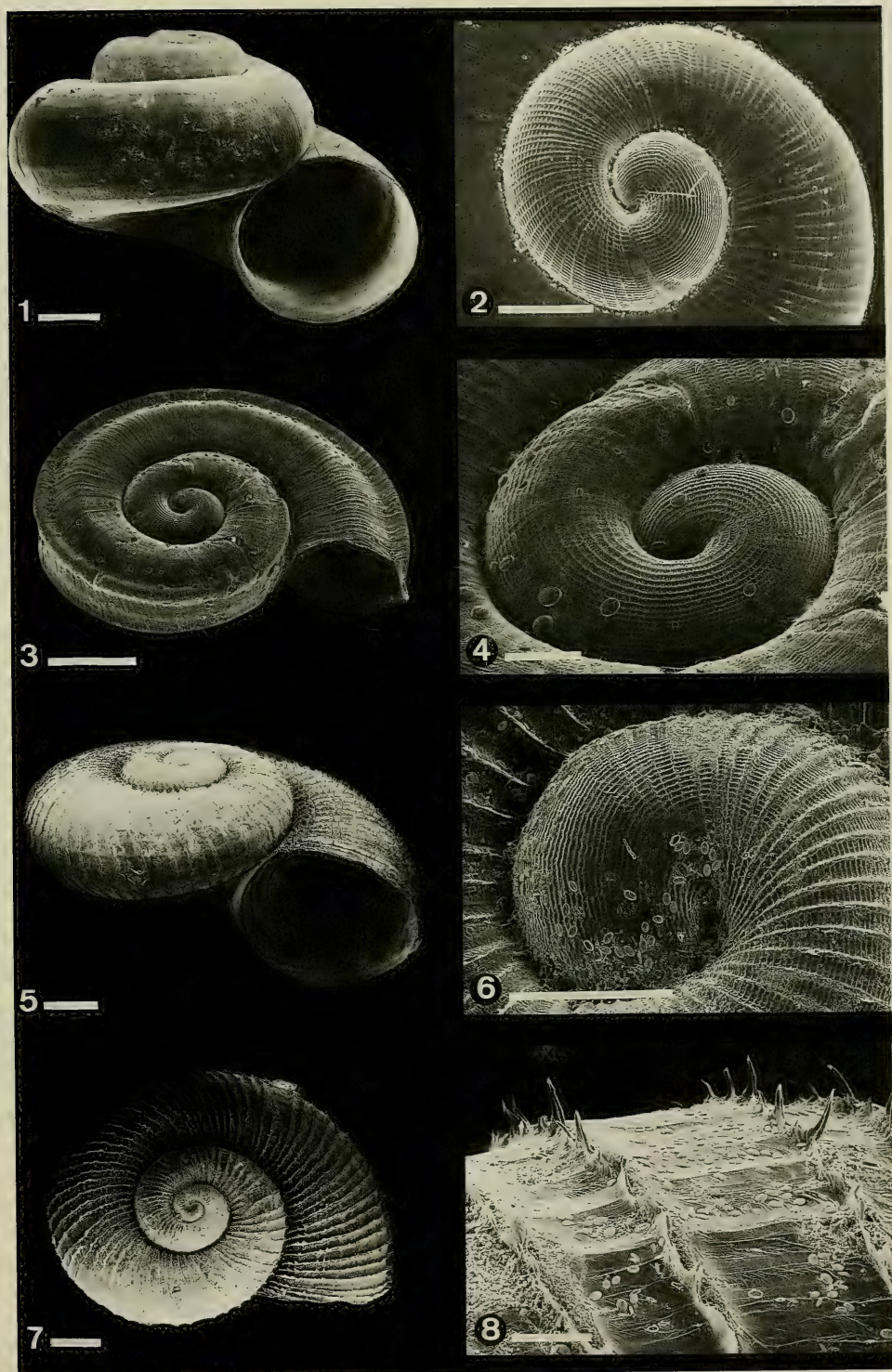
Valvata piscinalis O. F. MÜLLER;

- Fig. 5. Fundort: Bodensee; Teleoconch; feine Wachstumsstreifung der Schale; SMNS/ZI 8645. — Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 6. Fundort: Bodensee; Protoconch mit dichter, regelmäßiger Longitudinalstreifung, wie sie für Valvatiden im Unterschied zu Planorbiden typisch ist; SMNS/ZI 8645. — Maßstab = 100 μm .
- Fig. 7. Fundort: Würthersee; Teleoconch; Population mit schwacher Kommarginalskulptur im Vergleich zur fast glatten Normalform (Fig. 5); SMNS/ZI 8649. — Maßstab = 400 μm .
- Fig. 8. Fundort: Würthersee; Teleoconch (Detail); vgl. Fig. 7; Kommarginal- und sehr feine Longitudinalskulptur. SMNS/ZI 8649. — Maßstab = 40 μm .



Tafel 3

- Fig. 1. *Valvata piscinalis* O. F. MÜLLER; Fundort: Alpsee, 8–14 m Tiefe; Teleoconch; ca. 8 feine longitudinale Leisten als Ansatz von Skulpturbildung einer sonst unskulpturierten Art (vgl. Taf. 2, Fig. 5), vgl. Kap. 4.4.1.6.; SMNS/ZI 8651. — Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 2. *Valvata stenotrema* POLINSKI; Fundort: Ohridsee; Protoconch; Ontogenie der Skulpturbildung von longitudinaler zu kommarginaler Dominanz; SMNS/ZI 8627. — Maßstab = 200 μm .
- Valvata relicta* POLINSKI; Fundort: Ohridsee;
- Fig. 3. Teleoconch; Wulstbildung führt zu einem tetragonalen Windungsquerschnitt; SMNS/ZI 8632. — Maßstab = 400 μm .
- Fig. 4. Protoconch; SMNS/ZI 8632. — Maßstab = 100 μm .
- Valvata rhabdota* STURANY; Fundort: Ohridsee;
- Fig. 5. Teleoconch; SMNS/ZI 8658. — Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 6. Protoconch; SMNS/ZI 8629. — Maßstab = 200 μm .
- Fig. 7. Teleoconch; SMNS/ZI 8658. — Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 8. Teleoconch (Detail); periostracale Schuppenbildung; SMNS/ZI 8629. — Maßstab = 100 μm .



Tafel 4

Planorbarius corneus L.;

- Fig. 1. Fundort: Märchensee; Teleoconch; Juvenilgehäuse mit feiner Longitudinalstreifung; SMNS/ZI 8651. — Maßstab = 1000 μm .
Fig. 2. Fundort: Ungarn; Teleoconch; Variation mit Haarbildung als zweiter Skulpturkategorie; SMNS/ZI 8647. — Maßstab = 1000 μm .
Fig. 3. Fundort: Tübingen; Protoconch; grubenartige Vertiefungen, in Längsleisten übergehend; SMNS/ZI 8631. — Maßstab = 200 μm .

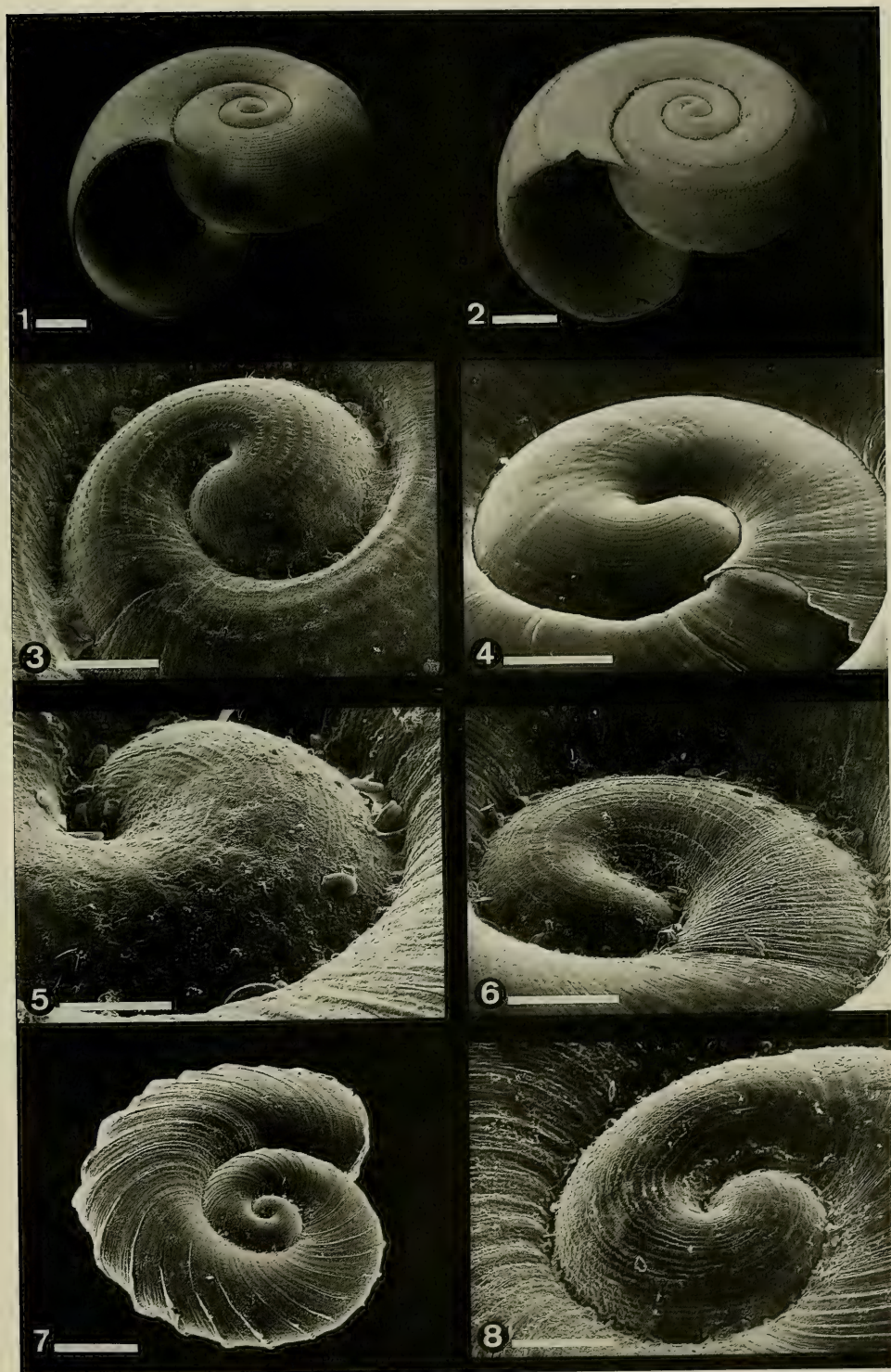
- Fig. 4. *Hippentis complanatus* L.; Fundort: Tübingen; Protoconch; SMNS/ZI 8635. — Maßstab = 100 μm .

- Fig. 5. *Bathyomphalus contortus* L.; Fundort: Hirschau; Protoconch; SMNS/ZI 8633. — Maßstab = 40 μm .

- Fig. 6. *Anisus leucostomus* MILLET; Fundort: Tübingen; Protoconch; SMNS/ZI 8636. — Maßstab = 100 μm .

Armiger crista L.; Fundort: Tübingen;

- Fig. 7. Teleoconch; hohe kommarginale Rippen und feine Zwischenrippen; SMNS/ZI 8644. — Maßstab = 400 μm .
Fig. 8. Protoconch; im Vergleich zu *Gyraulus* hohe Leistenzahl; SMNS/ZI 8644. — Maßstab = 100 μm .



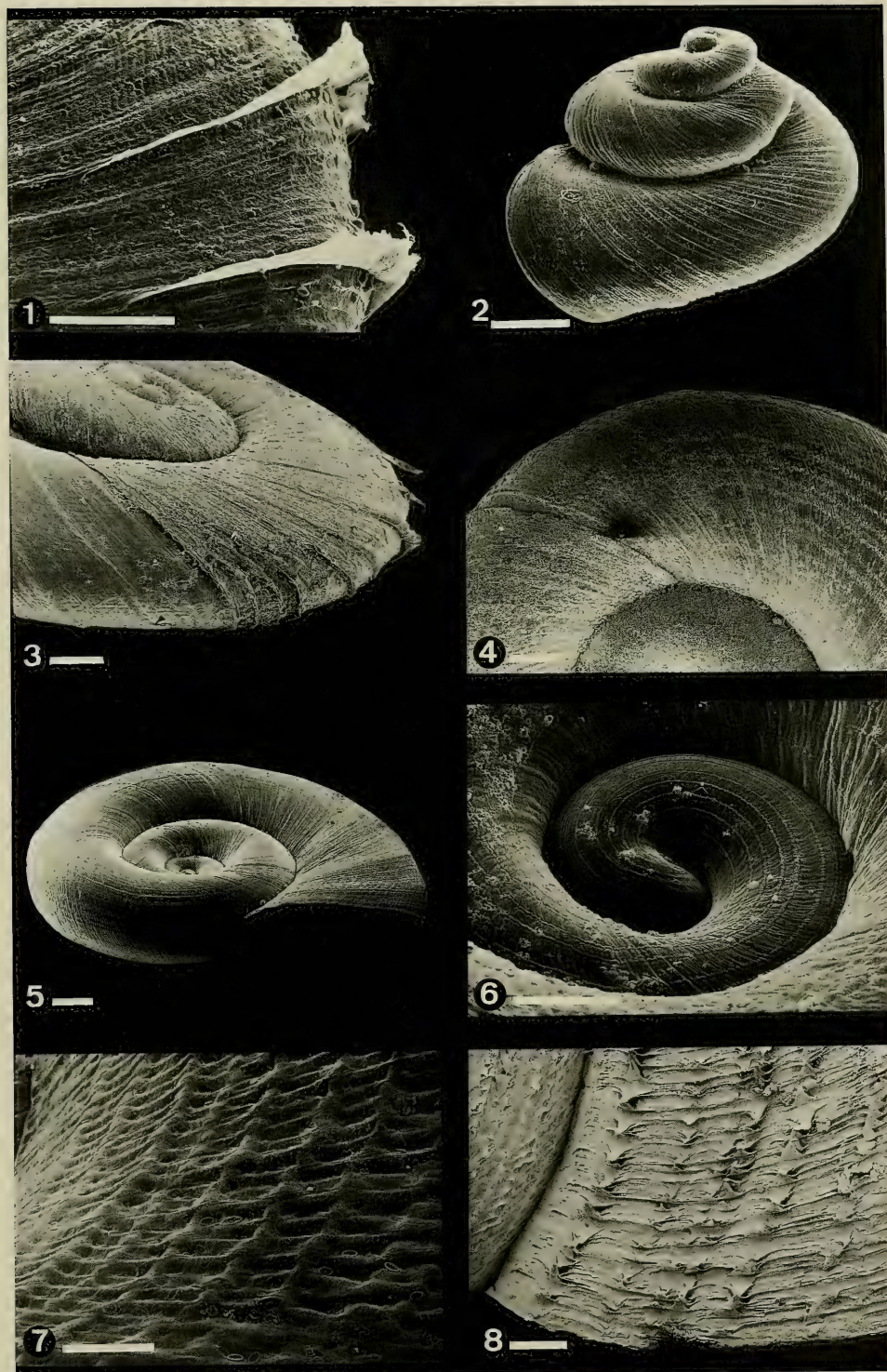
Tafel 5

Armiger crista L.; Fundort: Tübingen;

- Fig. 1. Teleoconch (Detail); kommarginale Periostracalrippen; SMNS/ZI 8644. — Maßstab = 100 μ m.
 Fig. 2. Teleoconch; Individuum mit extremer Gewinde-Translation (Skalaride); Skulptur reduziert; SMNS/ZI 8651. — Maßstab = 400 μ m.
 Fig. 3. Teleoconch; aussetzende Skulpturbildung nach Übernahme aus der Natur in Laborkultur; SMNS/ZI 8644. — Maßstab = 200 μ m.

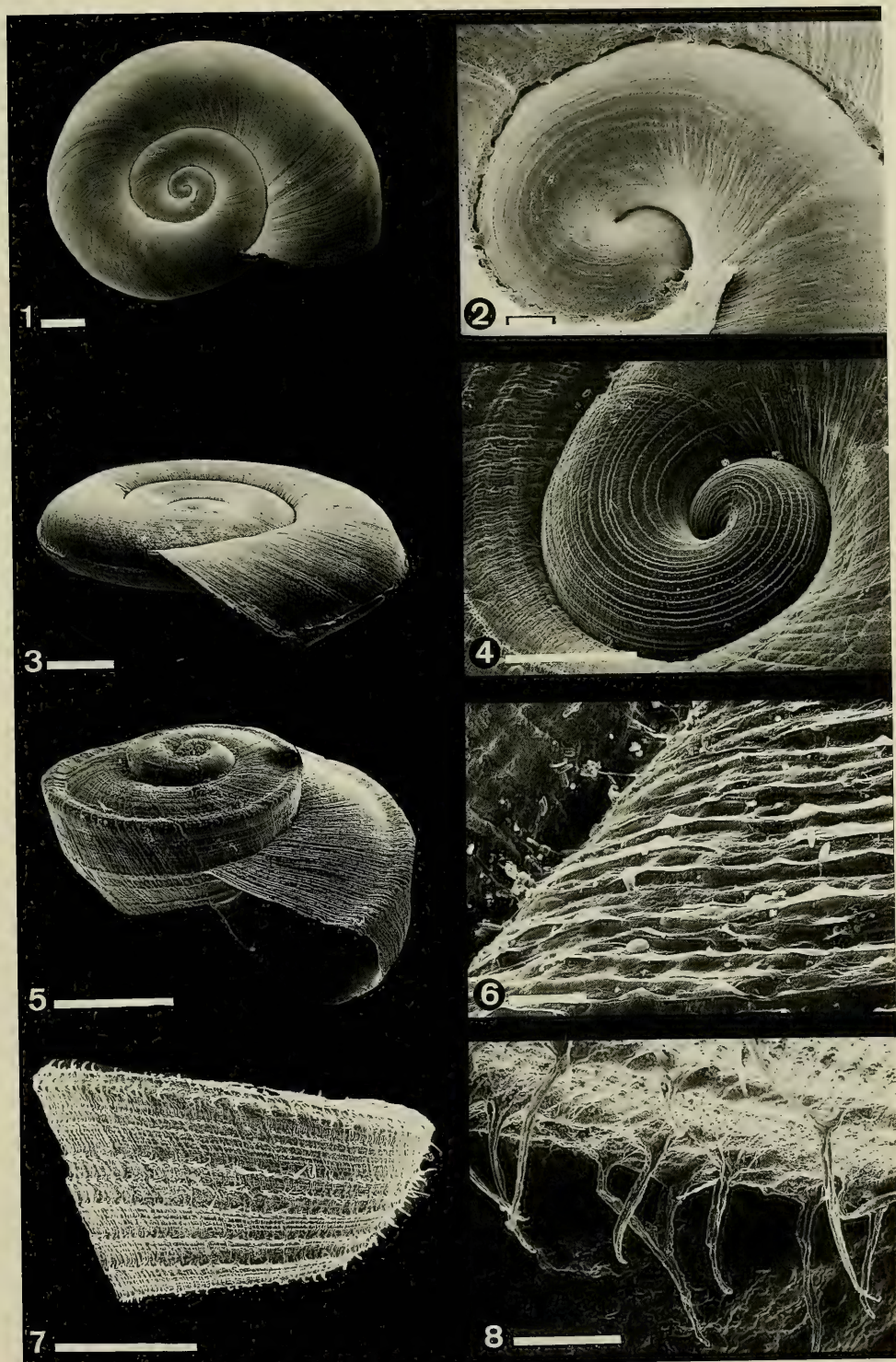
Gyraulus albus O. F. MÜLLER;

- Fig. 4. Fundort: Bad Urach; Teleoconch (Detail); jahreszeitliche Skulpturdifferenzierung mit verminderter Ausprägung um die winterliche Wachstumspause; SMNS/ZI 8645. — Maßstab = 200 μ m.
 Fig. 5. Fundort: Hirschau; Teleoconch; SMNS/ZI 8646. — Maßstab = 400 μ m.
 Fig. 6. Fundort: Kirchentellinsfurt; Protoconch; SMNS/ZI 8646. — Maßstab = 100 μ m.
 Fig. 7. Fundort: Kirchentellinsfurt; Teleoconch (Detail); meist anzutreffende ausgewogene Skulpturausprägung beider Richtungen führt zu Gittermuster; SMNS/ZI 8646. — Maßstab = 100 μ m.
 Fig. 8. Fundort: Iseesee; Teleoconch (Detail); diese Population zeigt stärkere Skulpturbildung mit Haaren und Laminae; SMNS/ZI 8653. — Maßstab = 200 μ m.



Tafel 6

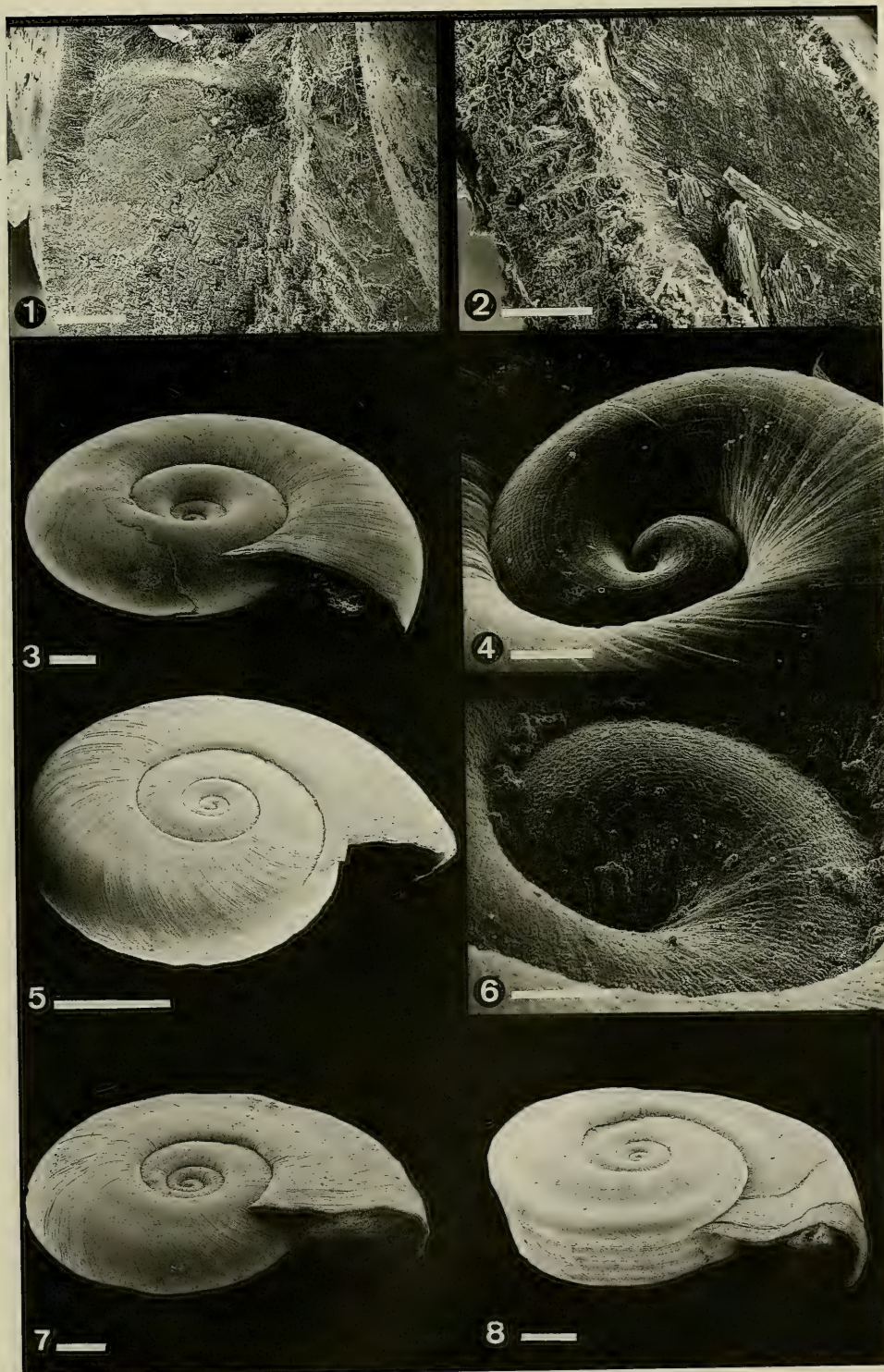
- Gyraulus parvus* SAY; Fundort: Bodensee;
- Fig. 1. Teleoconch; SMNS/ZI 8652. — Maßstab = 400 µm.
- Fig. 2. Protoconch; SMNS/ZI 8652. — Maßstab = 40 µm.
- Fig. 3. *Gyraulus acronicus* FERUSSAC; Fundort: Irrsee; Teleoconch; hoher longitudinaler Periostracalkiel und mit *G. albus* vergleichbare Gitterskulptur; SMNS/ZI 8653. — Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 4. *Gyraulus trapezoides* POLINSKI; Fundort: Ohridsee; Protoconch; durch Zwischenschaltung vermehrte Leistenzahl; SMNS/ZI 8626. — Maßstab = 200 µm.
- Fig. 5. *Gyraulus lychnidicus* HESSE; Fundort: Ohridsee; Teleoconch; die Suturlinie bewegt sich häufig entlang einer besonders stark hervortretenden Längsskulptur der Vorwindung; SMNS/ZI 8626. — Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 6. Teleoconch (Detail); periostracale Laminae als Kommarginalskulptur; SMNS/ZI 8626. — Maßstab = 40 µm.
- Fig. 7. *Gyraulus trapezoides* POLINSKI; Fundort: Ohridsee; Teleoconch; seitliche Ansicht zeigt die starke Haarbildung und peristomatische Differenzierung; SMNS/ZI 8626. — Maßstab = 1000 µm.
- Fig. 8. *Gyraulus* sp.; Fundort: Ohridsee; Teleoconch (Detail); periostracale Haarbildung; SMNS/ZI 8630. — Maßstab = 100 µm.



Tafel 7

vgl. Kap. 4.4.1.7.

- Fig. 1. *Gyraulus trochiformis* STAHL; Fundort: Steinheim; Struktur der Schale mit mächtig entwickelter Kreuzlamellenschicht; vgl. Kap. 4.2.5.; SMNS/ZI 8639. — Maßstab = 40 μm .
- Fig. 2. *Gyraulus lychnidicus* HESSE; Fundort: Ohridsee; Struktur der Schale mit im Vergleich zu Fig. 1 dünner Kreuzlamellenschicht und damit geringerer Schalendicke; SMNS/ZI 8626. — Maßstab = 20 μm .
- Gyraulus kleini* GOTTSCHICK & WENZ; Fundort: Steinheim;
- Fig. 3. Teleoconch; kleine, skulpturarme Stammform der Evolutionsreihe; SMNS/ZI 8648. — Maßstab = 400 μm .
- Fig. 4. Protoconch mit einer mit rezenten Arten von *Gyraulus* vergleichbaren Skulpturform und Zahl der Elemente; SMNS/ZI 8637. — Maßstab = 100 μm .
- Gyraulus tenuis* HILGENDORF; Fundort: Steinheim;
- Fig. 5. Teleoconch; beginnende Skulpturbildung; SMNS/ZI 8641. — Maßstab = 1000 μm .
- Fig. 6. Protoconch; SMNS/ZI 8640. — Maßstab = 40 μm .
- Fig. 7. Teleoconch; beginnende Abflachung der Windungen mit quasi tetragonalem Querschnitt; beginnende Wulstbildung an der Suture SMNS/ZI 8649. — Maßstab = 400 μm .
- Fig. 8. *Gyraulus sulcatus* HILGENDORF; Fundort: Steinheim; Teleoconch; abgeleitet von *G. tenuis*; SMNS/ZI 8650. — Maßstab = 1000 μm .



Tafel 8

Gyraulus trochiformis STAHL; Fundort: Steinheim;

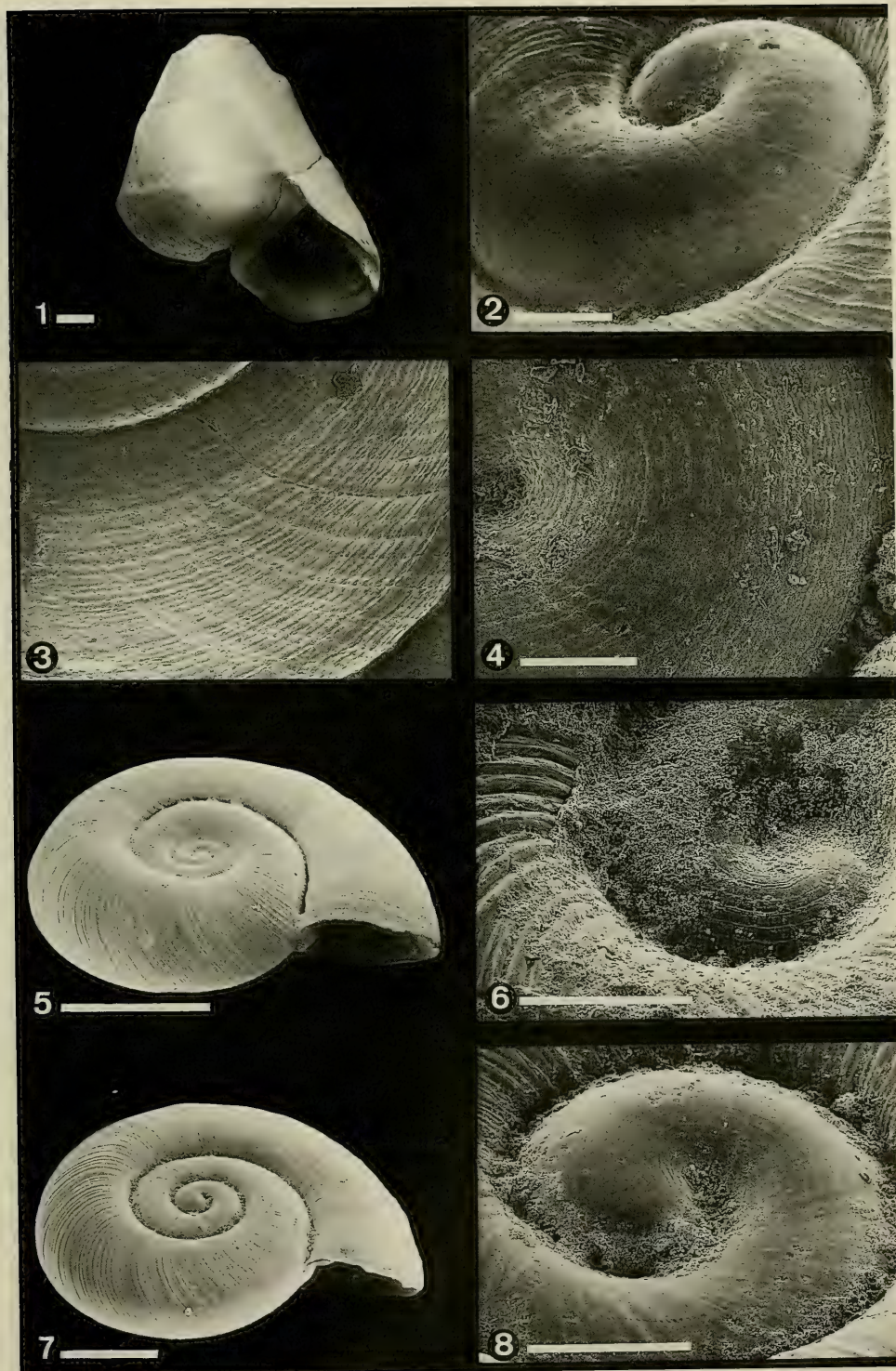
- Fig. 1. Teleoconch; abgeleitet von *G. sulcatus*; SMNS/ZI 8647. — Maßstab = 1000 µm.
Fig. 2. Protoconch; SMNS/ZI 8639. — Maßstab = 100 µm.
Fig. 3. Teleoconch (Detail); an den Kreuzungsstellen der Skulpturlinien sind Vertiefungen sichtbar, welche als Bruchstellen von Haaren (vgl. Taf. 6, Fig. 8) zu deuten sind; SMNS/ZI 8639. — Maßstab = 200 µm.
Fig. 4. Protoconch (Detail); vermehrte Zahl von Streifen ist ein abgeleitetes Merkmal innerhalb der Evolutionsreihe von *Gyraulus „multiformis“* (vgl. *G. kleini*, Taf. 7, Fig. 4) und übersteigt die Variationsbreite rezenter Spezies der Gattung (vgl. Kap. 4.3.4.); SMNS/ZI 8639. — Maßstab = 40 µm.

Gyraulus revertens HILGENDORF; Fundort: Steinheim;

- Fig. 5. Teleoconch; die stärkere Kommarginalskulptur ist ein Unterscheidungskriterium zu *Gyraulus kleini*, der ähnliche Form und Größe besitzt; SMNS/ZI 8642. — Maßstab = 1000 µm.
Fig. 6. Protoconch; SMNS/ZI 8642. — Maßstab = 100 µm.

Gyraulus crescens HILGENDORF; Fundort: Steinheim;

- Fig. 7. Teleoconch; SMNS/ZI 8643. — Maßstab = 400 µm.
Fig. 8. Protoconch; SMNS/ZI 8643. — Maßstab = 100 µm.



Tafel 9

Gyraulus costatus v. KLEIN; Fundort: Steinheim;

- Fig. 1. Teleoconch; SMNS/ZI 8638. — Maßstab = 200 μ m.
Fig. 2. Protoconch; SMNS/ZI 8638. — Maßstab = 40 μ m.
Fig. 3. Teleoconch; größere Form (var. major HILGENDORF) mit verminderter Skulptur; SMNS/ZI 8652. — Maßstab = 200 μ m.

Gyraulus denudatus HILGENDORF; Fundort: Steinheim; Teleoconch;

- Fig. 4. Abgeleitet von *G. costatus*; beginnende Entrollung; SMNS/ZI 8652. — Maßstab = 200 μ m.
Fig. 5. Fortgeschrittene Entrollung und beginnende Skulpturreduktion; SMNS/ZI 8652. — Maßstab = 200 μ m.
Fig. 6. Fortgeschrittene Entrollung und Translation; SMNS/ZI 8652. — Maßstab = 200 μ m.
Fig. 7. Fortgeschrittene Entrollung und Skulpturreduktion (vgl. *Armiger crista*, Taf. 5, Fig. 2); SMNS/ZI 8652. — Maßstab = 200 μ m.
Fig. 8. Regelmäßiger Skalaride ohne Skulptur; vgl. Kap. 4.5.3.; SMNS/ZI 8652. — Maßstab = 100 μ m.



1 —



2 —



3 —



4 —



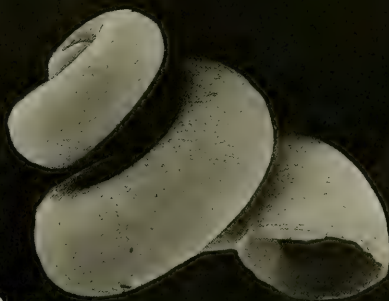
5 —



6 —



7 —



8 —

Tafel 10

Murex pecten LIGHTFOOD; vgl. Kap. 4.4.1.5.

- Fig. 1. Habitus — ca. $\times 0,7$.
- Fig. 2. Perspektive auf die Spitze des Siphos, d. h. die Bewegungsrichtung des Tieres; Spitzen der Dornen liegen annähernd in einer basalen Ebene; dadurch entsteht „Käfigbildung“; Enden der Dornen sind senkrecht zur Sedimentoberfläche orientiert, nicht waagrecht, wie es eine Auslegerfunktion erwarten ließe.
- Fig. 3. Perspektive auf den Apex; Periodik der Dornenbildung im Winkel von 110° ; homologe Dornen liegen auf einer Spirale.
- Fig. 4. Blick auf die Apertur nahe der Sutur; Pfeil: Übergänge zwischen Laminae-, Rippen- und Dornbildung („Dorn“ Nr. 0—a—0).
- Fig. 5. Schuppenartige Laminae zwischen den Rippen, bei seitlicher Ansicht des Gehäuses.
- Fig. 6. Pfeil: Ceratus oder Knackzahn, entstanden aus verschmolzenen Zwischenrippen. Nach der Dornbildung erfolgt ein Vorbau des Gehäuses von ca. 5° (bzw. 4 mm bei diesem Individuum), der in einem gezähnten Mündungsrand ein zeitliches Ruhestadium erreicht. Aus den Nähten der Dornen gehen Kiele hervor, die in den Zahnzwischenräumen in einem rötlichen Pigmentfleck enden. Kürzere Dornen sind stärker nach unten geneigt.
- Fig. 7. Muster der Dornbildung in Abschnitt I (vgl. Abb. 36); große Dornen besitzen kleine Nachbarn; hierarchische Größendifferenzierung durch laterale Inhibition als universelles Bauprinzip bei Mollusken (vgl. Abb. 15); Stärke der Pigmenteinlagerungen am Rand ist mit Dorngröße korreliert.



ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, W-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, W-8530 Neustadt a. d. Aisch

HECKMAN
BINDERY INC.



JUNE 98

Bound -To -Please® N. MANCHESTER,
INDIANA 46962

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01455 5668